AGRONOMIA LUSITANA



ESTAÇÃO AGRONÓMICA NACIONAL

PORTUGAL

VOL. 1 — N.º 3
1939

AGRONOMIA LUSITANA

VOL. 1 — N.º 3
1939



Estação Agronómica Nacional
PORTUGAL

Composição e impressão da Oficina de José de Oliveira Júnior — Alcobaça

TITRATION CURVES FOR A GRAY BROWN PODZOLIC SOIL

BY *LUIS BRAMÃO* (1)

THE titration curves hereafter presented were made upon the material collected from different soil horizons of the Ontario Loam profile. This particular soil was chosen as it is one of the best representatives of the Gray Brown Podzolic Group, in the state of New York. The morphology and environment of the Ontario Loam Soil as well as same of its physico-chemical characteristics has been already described by BALDWIN (1) (2) PEARSON (2) ROBINSON & HOLMES (3) BRAMÃO (4), etc.

TITRATION CURVES OF THE SOIL MATERIAL

The aim of this particular work was to find out whether there was any remarkable correlation between the buffer capacity of this soil, studied under a wide range of pH, either in the presence of certain amounts of an acid or of a base, and the data obtained by means of base exchange procedures, as determined in a previous work (5).

Ten grams of soil material from each horizon were weighed, on the basis of oven dry soil, into a series of Erlenmeyer flasks. Then, known amounts of 0.1 N HCl and of 0.1 N Na OH were added respectively to each flask and allowed to stand until the equilibrium was reached. Hydrogen ion concentrations of the material contained in each flask were determined by using a glass electrode outfit.

The values thus obtained were plotted against milliequivalents of the electrolyte used per 100 gm. of soil.

---

(1) Eng. Agr. (Lisb.), M. S. (Cornell), Agronomy Department Cornell University N. Y., U. S. A., 1938. The author is indebted to Dr. Richard Bradfield for helpful criticisms and both to the Portuguese National Board of Education (Instituto para a Alta Cultura) and Direcção Geral dos Serviços Agrícolas for financial aid. Now working at: Estação Agronómica Nacional, Lisboa.

(2) Numbers in parentheses refer to Literature cited, p. 267.

Recebido para publicação em Junho de 1939.

The data obtained in this experiment are shown in fig. 1.

The A_1 horizon shows a very high buffer capacity either in the presence of $NaOH$ or in the presence of HCl. The A_1 horizon is also, as shown by the writer (6) in a previous work, the horizon which exhibits the highest total base exchange capacity. The mineral

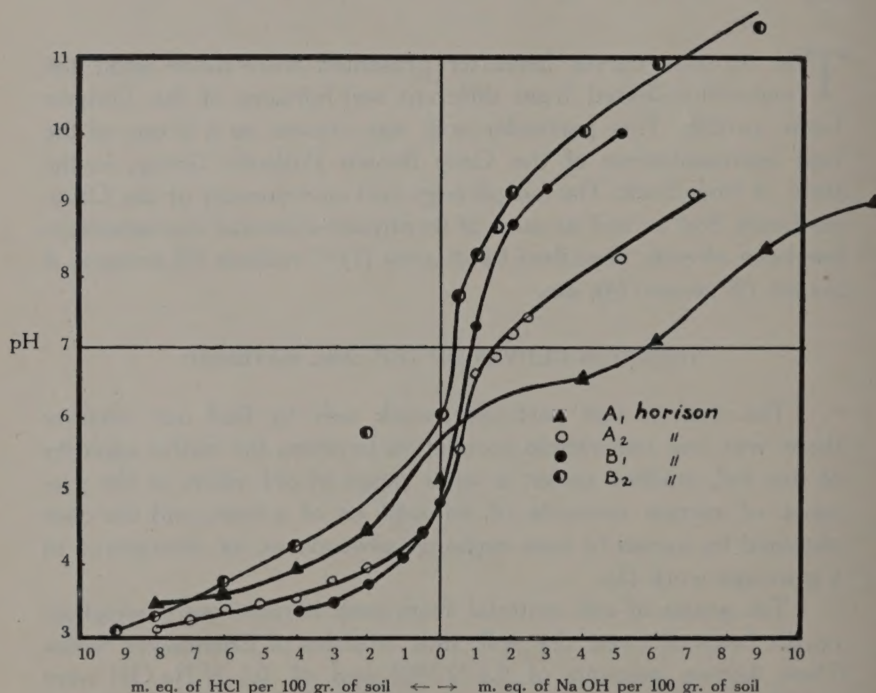


Fig. 1 — Titration curves for the soil materials

material of this horizon is certainly very similar to that of the A_2 horizon, since both have been strongly leached, and not much colloidal clay was found, to be present (9), when they were examined by mechanical analysis. The A_2 horizon, however, shows much smaller buffer capacity. The great amount of organic matter present in the A_1 horizon is probably responsible for the important differences in properties between the two horizons since humus and humic acids possess a very great buffer capacity and not much organic matter was found in the A_2 horizon.

Table I shows the total base exchange capacity of the material

from the horizons under consideration, percent saturation, and organic matter contained as well.

Table I *(1)*

Horizons	Total base exchange capacity milli-equivalent per 100 gm. Soil	Percent saturation with bases	Percent of org. matter.
A_1	21.50	52.5	7.05
A_2	7.05	28.3	2.30
B_1	6.10	65.5	0.80
B_2	20.20	99.0	0.46
C	—	—	0.44

Material from the B_1 horizon exhibits the weakest buffer capacity observed either in the alkaline or in the acid range. This is in a fairly good agreement with the data obtained in the base exchange procedures, as shown in Table I, inasmuch as the total base exchange capacity of this horizon is the lowest observed in the entire soil profile.

The curve shown in fig. 1 for the B_2 horizon is pretty well buffered in the acid range while no appreciable buffer capacity is found in the alkaline part. Table I shows that the colloidal material is 99.0 % saturated with bases being therefore very near to the point of chemical equivalence.

TITRATION CURVES OF THE SOIL COLLOIDAL MATERIAL

It has been pointed out by many investigators, that the colloidal material extracted from soils has a behaviour comparable to that of weak acids.

Recently, ANDERSON & BYERS (8) made an extensive study of the neutralization curves for the colloidal material extracted from soils

(1) L. Bramão, *Revista Agronómica*, Vol. 26, n.º 3, 1938.

reprcsentative of the Great Soil Groups. These authors attempted to correlate titration data with morphological characteristics. They found that there was an wide variation among titration curves of the colloids extracted from different soil groups and, that colloids from the same group showed similar titration curves.

The purpose of the present experiment was to find out whether the colloidal clay extracted from the B_2 and C horizons of the Ontario Loam Soil would give titrations curves showing similar characteristics to those obtained by ANDERSON & BYERS for the representative soils of the Gray Brown Podzolic Group. If the shape of the curves found will enable to consider this soil as a member of the Gray Brown Podzolic Group, the purpose of this experiment will be fully reached.

Colloidal fractions from the B_2 and C horizons were extracted using a supercentrifuge following the «so-called» Missouri method as discribed by BRADFIELD (9). Soil samples were mixed with five time their weight of distilled water. Then, sodium carbonate was added in a convenient proportion, the whole being stirred up by means of an electrical stirrer and allowed to stand for a period of one week. Supernatant liquid was then siphoned and passed through the supercentrifuge which was running at 30.000 revolutions per minute. Colloidal material so obtained was flocculated, by adding HCl, and run a second time in the centrifuge.

Colloidal clay separated in the supercentrifuge was purified by electrodialysis being placed in the middle compartment of a three compartment cell, as discribed by MATTSON (10), CLARK (11) etc, in order to obtain an electrodialysed clay free from bases. Compartments were separated by a cellophane membrane, filled with distilled water and a D. C. current was allowed to pass from the positive pole to the negative one. In order to avoid a great rise in temperature, a resistance was inserted during the first day. The liquid collected in the cathode was titrated occasionally with 0.1 N HCl, using phenophtalein as an indicatior to check the progress of the electrodialysis.

Electrodialysis was considered finished when 0.01 or 0.02 of milliequivalents of HCl were enough to neutralize the bases accumulated in the cathode during 1 hour, on the bases of 100 gm. of colloidal clay.

The hydrogen clay finally obtained, was suspended in water

and the concentration of the suspension calculated from its density. Aliquots of a 2 % sol were measured into a series of 10 flasks.

Different amounts of 0.1 N Na OH were added to each one, and the material was allowed to stand overnight.

The hydrogen ion concentrations were obtained by means of a glass electrode outfit, being their values plotted against milliequivalents of Na OH used per 1 gram of colloid.

DISCUSSION AND CONCLUSIONS

The Neutralization Curves obtained are shown in fig. 2. They are similar to the typical titration curves of weak acids by strong bases.

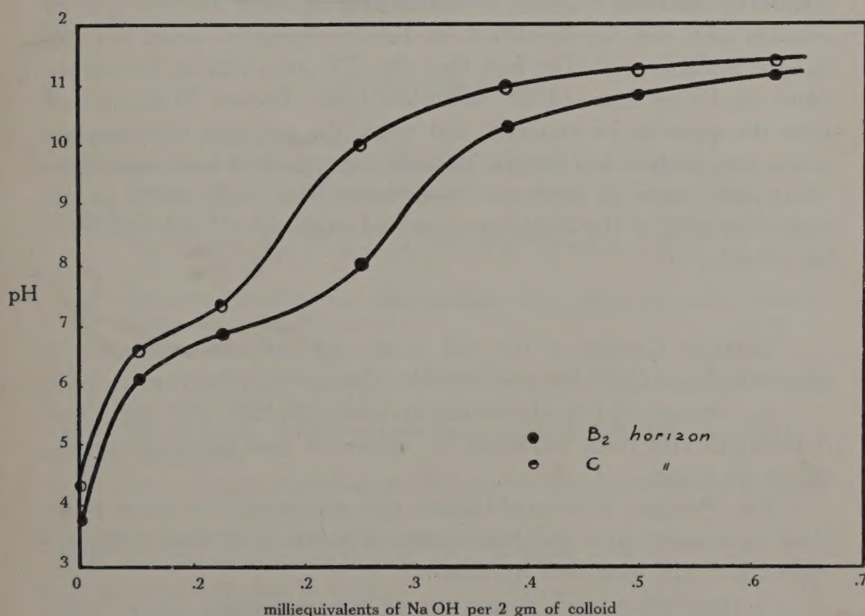


Fig. 2 — Titration Curves for Soil Colloids

The point of chemical equivalence for the curve representative of the colloid from the B_2 horizon lies at pH about 9. The point of chemical equivalence of the C horizon curve lies at pH somewhat

lower than that of the B_2 horison. Colloidal clay from B_2 horizon exhibits a higher base exchange capacity than that from C horizon. Naturally, this is to be expected since the material in the B_2 horizon should be in a stage of higher weathering than that of the C horizon.

Curves shown in fig. 2 are very similar to those obtained by ANDERSON & BYERS for Muskingun soil which is an immature Gray Brown Podzolic Soil. Neverthless they deviate considerably from those obtained by these investigators for a Miami soil which typifies a well developped Gray Brown Podzolic Soil. It is probable that differences in previous treatment of the colloidal clay, since ANDERSON & BYERS dried out and ground their colloidal materials, may have largely been responsible for the deviations observed, inasmuch as the properties of clays are affected by grinding.

Although the titration curves deviate a bit from those presented by ANDERSON & BYERS, doubtless they indicate that the type of colloid used can be identified as being originated from a Gray Brown Podzolic soil. The fact that the Titration Curves found are more similar to those of an immature Gray Brown Podzolic Soil rises the question of maturity, but never the question of being not a member af the Gray Brown Podzolic Group. And here again previous differences in treatment may have been responsible, as the buffer capacity of the Muskingum colloid might have been increased by grinding it.

SUMMARY

Titration Curves of the soil mass and colloidal material of a member of the Gray Brown Podzolic Group have been presented.

An attempt to compare titration curves for the soil mass from 5 horizons and data obtained by means of base exchange procedures are given.

The Titration Curves of the soil material showed to be in fairly close agreement with the data obtained in the total base exchange capacity of the same soil horizons.

A description and discussion of the procedure used in the determination of the Titration Curves for soil colloidal material is also presented.

These curves were found to be of the general type of those of colloidal material from Gray Brown Podzolic Soils, as determined by investigations of the Bureau of Chemistry and Soils.

SUMÁRIO

O autor apresenta as curvas de titulação do solo e do material coloidal dum membro do grupo de solos «Gray Brown Podzolic» e tenta comparar curvas de titulação respeitantes aos diferentes horizontes do referido solo com os resultados obtidos no estudo da capacidade total de troca realizado num trabalho prévio.

Verifica haver uma relação muito próxima entre os elementos obtidos referentes à capacidade total de troca, nos 5 horizontes estudados, e o valor obtido pelas curvas de titulação do mesmo material.

Descreve e discute o processo seguido na determinação das curvas de titulação do material coloidal extraído de 2 horizontes nomeadamente o B_2 e C.

Estas curvas pertencem ao tipo geral que foi determinado para os coloides extraídos de solos pertencentes ao grupo «Gray Brown Podzolic» por investigadores do U. S. Bureau of Chemistry and Soils.

LITERATURE CITED

ANDERSON, M. S., and BYERS, H. G. (8).
1931 Character of the Colloidal Materials in the Profile of Certain Major Soil Groups. *U. S. D. A. Techn. Bul. 228.*

BALDWIN, M RK. (1).
Unpublished data. *U. S. D. A. Bureau of Chemistry & Soils.*

BRAMÃO, LUIS. (5, 6, 7).
1938 Algumas características de um Solo «Gray Brown Podzolic». *Revista Agronómica,* Vol. 26, n.º 3.

BRADFIELD, RICHARD (9).
1923 The chemical Nature of a Colloidal Clay. *Ms. Agr. Exp. Sta., Bul. 60.*

CL RK, N. A., and ALBEN. A. C. (11).
1927 Electrodialysis of Soils and the Mattson Cell. *Soil Sc.,* Vol. 24, p. 291.

MATTSON, SANTE (10).
1926 Electrodialysis of the Colloidal Soil Material and the Exchangeable Bases. *Jour. Agr. Research.,* Vol. 33, n.º 6, 553-67.

PEARSON, C. S., KENNEDY, W. E. and LAWRENCE, C. B. (2).
1938 Soil Survey of Seneca County, *N. Y., U. S. D. A.*

ROBISON, W. O., & HOLMES, R. S. (3).
1924 The Chemical Composition of Soil Colloids. *U. S. D. A. Bull.* n.º 1311.

CITOLOGIA DOS TRIGOS TETRAPLOIDES

POR *A. CAMARA* E *L. AZEVEDO COUTINHO*
(ESTAÇÃO AGRONÓMICA NACIONAL)

1. INTRODUÇÃO

DADO o grande interêsse que têm para Portugal os trigos tetraploides, onde há formas muito resistentes às doenças e à secura, sendo além disso ricas em proteina e de alta produtividade, era natural que desde a criação da Estação Agronómica Nacional se dedicasse atenção particular a êste grupo de trigos e se procurasse acumular elementos que mais tarde pudessem proporcionar, ao departamento de «melhoramento de plantas», tôdas as indicações necessárias ao cumprimento da sua missão. Julgou-se assim conveniente fazer o estudo citológico de tais trigos, como base para os estudos genéticos que se pretendem efectuar.

Dedicou-se naturalmente maior atenção às espécies que mais se cultivam em Portugal — *Triticum durum* e *T. turgidum*. Entendeu-se porém necessário alargar o estudo às outras espécies, de maneira a juntar subsídios, não só para uma futura crítica filogenética do género, mas também para orientar os possíveis cruzamentos inter-específicos e inter-genéricos — com base nos trigos tetraploides — que êste Estabelecimento tem de realizar.

É sabido que os estudos feitos, até agora, sôbre êstes trigos, não deram indicações precisas acerca dos seus ideogramas. Apenas KAGAWA (1927, a, b, 1928, 1929, a, b,) descreveu alguns dos tipos de cromosomas de certas espécies tetraploides, KIHARA e seus colaboradores (1919, 1924,1929, 30, a, b, 31, 32, 35, 37) e KOSTOFF (1935, a, 36, a, b, 1937 a, b), entre outros, deram indicações sôbre o comportamento das séries de cromosomas, durante a meiose, inferindo daí a sua homologia ou dissemelhança.

O estudo genético de tais trigos foi levado um pouco mais longe, devido ao trabalho de numerosos investigadores, merecendo

---

Recebido para publicação em Agosto de 1939.

menção especial os que teem atacado a distribuição geográfica, segundo a Escola de Vavilov.

Todavia, apezar dos conhecimentos adquiridos, os melhoradores de plantas estão longe de ajuizar da extrema variabilidade das formas dos trigos referidos, hoje disseminados por todo o mundo. Deverá acentuar-se que os trigos *durum* mais famosos, na produção e no valor cultural, são bastante inferiores aos trigos, desta espécie, que se cultivam na zona geográfica própria, no norte de África. Por isso ORLOV sustentava (1922) que a tarefa urgente consistia em investigar, em larga escala, a composição dos trigos *durum* indígenas dessa região, — o centro geográfico da espécie — e inventariar os genes que êles conteem para os pôr à disposição dos melhoradores de plantas.

Os cruzamentos inter-específicos nos tetraploides dão origem a numerosas formas, por vezes muito prometedoras. Vários genetistas apontam resultados curiosos, e em alguns casos mesmo com elevação nítida de rendimentos. KUČUMOV (1937) cita, por exemplo, um híbrido *T. turgidum* × *T. dicoccum* que aumenta o rendimento em 49,6 %.

Os trigos tetraploides muticos têm-se obtido, ultimamente, graças a hibridações complexas, originando-se formas magníficas no que diz respeito à produção, resistência às doenças e à debulha natural, precocidade, e qualidade do grão. GREBENNIKOV (1935) e KUČUMOV (1938), apontam variados casos de criação de tais trigos muticos.

A conquista da precocidade nos trigos tetraploides interessa particularmente os melhoradores. É sabido que os trigos *4n* mais precoces são os *durum* e *dicoccum* das montanhas da Síria, logo seguidos pelos da Abissínia, e que os mais tardios são os *turgidum* meridionais. Por vários pontos se vai dando conta dos resultados conquistados na produção de trigos precoces. KADAM e KULKARNI (1938), de Bombaim, descrevem por exemplo o novo trigo *durum* Bansipalli-808, produto dum cruzamento entre o Bansi-168 e o Kala-Khapli-568, que é mais precoce 10 a 15 dias que os outros trigos.

Há quem busque ainda nos trigos tetraploides resistência a certas doenças. Segundo PUTTICK (1921) nenhuma variedade de qualquer espécie de trigo é resistente a tôdas as formas biológicas de puccinias, a não ser o Khapli (*dicoccum*). Alguns triticistas

como o já citado PUTTICK (1921), e HAYES e STAKMAN (1922) tentaram cruzamentos Khapli × *vulgare* mas sem resultado. O cruzamento recíproco *vulgare* × Khapli, como foi feito por HYNES (1926) já dá F_1, embora muito pouco abundante, de difícil obtenção, e segregando uma F_2 com indivíduos de diferentes graus de fertilidade. Mais recentemente WATERHOUSE (1930) deu conta de hibridos ferteis Khapli × *vulgare*, como já haviam sido produzidos por Evans, conforme relata BHATIA (1938).

Outros melhoradcres tratam de associar as virtudes dos trigos 4n com plantas afins, tanto com o intuito genético de averiguar das suas relações e afinidades, como para obtenção de plantas de valor cultural.

KOSTOFF ultimamente (1938) citou a criação dum trigo a que chamou *Timococcum*, que provém do cruzamento entre *T. Timopheevi* e *T. monococcum*, o qual é considerado como o mais imune de todos os trigos experimentalmente produzidos. E como é um amfidiploide, com 42 cromosomas, supõe KOSTOFF que deverá ser muito útil para cruzamentos com T. *vulgare*, vencendo-se assim a bem conhecida dificuldade de transferir para o *vulgare* a imunidade do *monococcum*, pois os seus hibridos eram estereis.

Cruzamentos com *Secale*, *Haynaldia villosa*, *Agropyrum*, e *Aegilops* repetem-se insistentemente; e agora, uma vez que se descobriu a possibilidade de duplicar a constituição cromosómica, com relativa facilidade, graças à colchicina, é possível que se suscite ainda maior interêsse, por ser agora relativamente fácil dar fertilidade a um hibrido esteril.

Sem dúvida os trigos *durum* e *turgidum* adaptam-se perfeitamente às condições climatéricas da zona mais importante, de Portugal, sob o ponto de vista da cultura frumentária. Parece mesmo que êsses trigos ocuparam sempre um papel muito importante na nossa cerealicultura. E' de acreditar, pelo que se conhece da variabilidade destas espécies, da riqueza de genes que êlas possuem, das elevadas produções que algumas formas rendem, que, se em vez de termos importado trigos hexaploides, importação quási sempre feita ao acaso, segundo o capricho dos agricultores, se tivesse empreendido o melhoramento dos trigos tetraploides, segundo bases inteligentes, se teria aumentado consideràvelmente a sua produtividade. Apesar de tudo, pelos ensaios comparativos que se têm realizado, se verifica que freqùentemente os trigos

durum e *turgidum* que não beneficiaram, no País, senão dum ligeiro melhoramento, não adquirindo no seu património génico outros genes que não fôssem os das formas indígenas, se colocam na vanguarda dos trigos hexaploides, mesmo os mais famosos dos países estrangeiros.

Êste facto, aliado ao conhecimento, atraz referido, de que nos trigos de 24 cromosomas há variedades múticas, dotadas de uma grande produtividade, amadurecendo mais cêdo duas semanas que as variedades correntemente cultivadas, levará os nossos «melhoradores» a considerarem muito especialmente o aperfeiçoamento dêste grupo de trigos, procurando juntar ao seu recheio génico os factores hereditários próprios daquelas formas.

Pode suceder ainda que convenha realizar hibridos intergenéricos entre os trigos rijos e outras plantas dos géneros *Aegilops*, *Secale*, *Haynaldia* e *Agropyrum*. Por tudo isso parece que não será tempo perdido, antes pelo contrário muito bem aproveitado, o chegar a conhecer bem a citologia dos trigos tetraploides, os vários tipos de cromosomas que êles possuem.

2. MATERIAL E MÉTODOS

O estudo citológico assentou sôbre espécies de trigos tetraploides das colecções da Estação Agronómica Nacional, de material acumulado na antiga Estação Agrária Central e do Instituto Superior de Agronomia. Algum material foi ainda obtido graças à amabilidade da DR.ª ERITH, da Universidade de Reading e do DR. WATKINS, da Universidade de Cambridge.

Os métodos seguidos no estudo dos cromosomas foram essencialmente os que ficaram descritos no trabalho dum dos autores (CAMARA, 1934). As radículas foram tratadas com hidrato de cloral, para se obter uma melhor definição das constrições secundárias, e depois fixadas com vários fixadores como BENDA e LEWISTKY (6 : 4) de harmonia com as técnicas geralmente seguidas nos nossos laboratórios. Finalmente, vasto material foi ainda tratado com a técnica dos esfregaços, de HEITZ, apenas alterada na parte respeitante à imersão prévia das sementes germinadas em hidrato de cloral. Julgou-se que êste método era muito favorável às medições de cromosomas, pois foi relativamente fácil obter elevado número de

células em que os cromosomas se apresentavam bem distribuídos e com ligeira curvatura, permitindo assim medições mais rigorosas. As fotografias, 1, 2 a 11 e 14 apresentam algumas placas de metafases que estudámos, tratadas por êsse método.

Em todos os casos, de estudo dos cromosomas mitóticos, se fizeram medições cuidadosas, segundo os métodos que ficaram descritos no trabalho atraz citado, com base na focagem de zonas bem definidas dos cromosomas, determinação das respectivas cotas em relação a um plano horizontal, cotagem essa feita com o parafuso micrométrico, e sua ulterior projecção. Conseguiu-se assim medir placas de metafase, de tôdas as espécies dos trigos tetraploides, com os resultados que a seguir se referem.

Finalmente, nos estudos sôbre meiose adoptou-se a técnica dos esfregaços coloridos pela violeta de genciana, segundo NEWTON. Em certos casos adoptou-se a técnica da inclusão de espiguetas em parafina, efectuando-se os cortes a 18 μ. O fixador usado foi o 2BD de LACOUR, depois duma imersão rápida em Carnoy.

3. OBSERVAÇÕES

A classificação e identificação dos cromosomas dos trigos parece um trabalho ingrato e de resultados precários. Ainda nos trigos diploides, com um número baixo de cromosomas, tal tarefa parece ser mais singela. De facto KAGAWA (1929), CAMARA (1934), e ultimamente SMITH (1936) descreveram os tipos de cromosomas encontrados nêsses trigos, apresentando ideogramas pormenorizados. Para os tetraploides porém, e com mais forte razão para os hexaploides, ainda se não possui um conhecimento, mesmo grosseiro, dos seus ideogramas. KAGAWA foi de todos os citologistas quem fez o maior esfôrço para atingir êsse objectivo. Depois dêle um ou outro citologista têm procurado estudar uma ou outra espécie que mais interesse às suas pesquisas citogenéticas. Tal foi o caso de VON BERG (1934, a) ao estudar o *Triticum turgidum* e nós próprios ao estudarmos *Triticum dicoccum* e *T. polonicum* (trabalho não publicado).

As dificuldades destes trabalhos são muitas e isso constituirá talvez uma das razões porque se têm relegado para plano secun-

dário, preferindo-se deliberadamente inferir as homologias existentes entre os vários genómios, através da análise de bivalentes na meta-

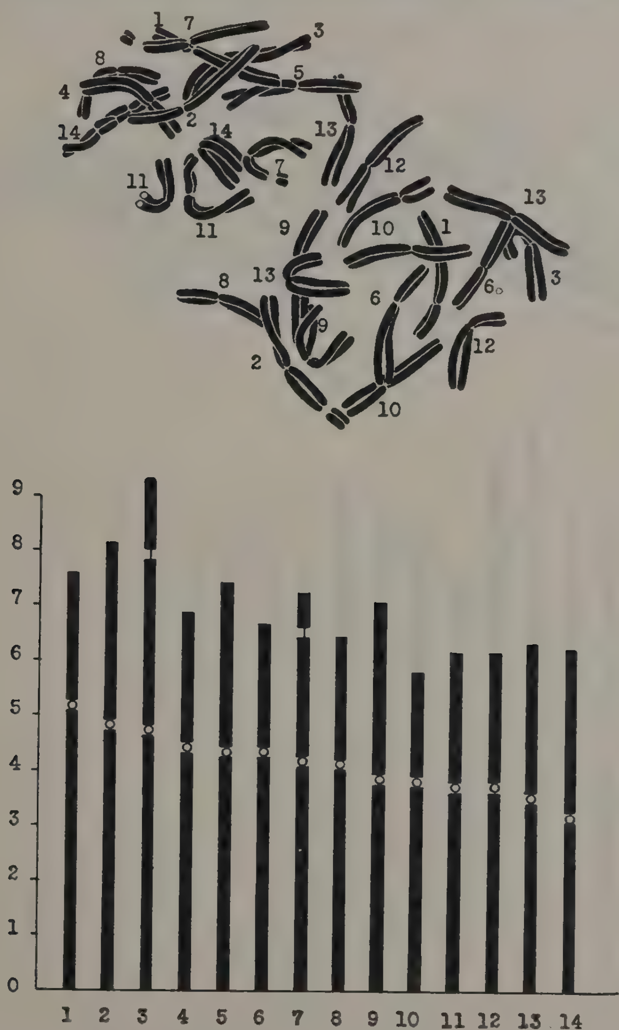
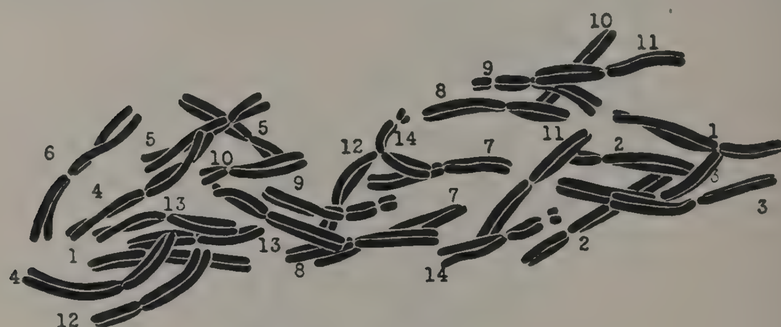


Fig. 1 — *T. dicoccoides*

fase da primeira divisão meiótica. Seguramente é muito mais fácil e de resultados muito mais prometedores êste trabalho, de associações de cromatideos, da freqüência de quiasmata, que empreender

o trabalho fatigante e demoradíssimo da medição de cromosomas. Entendemos porém que êste trabalho é necessário e por isso é que



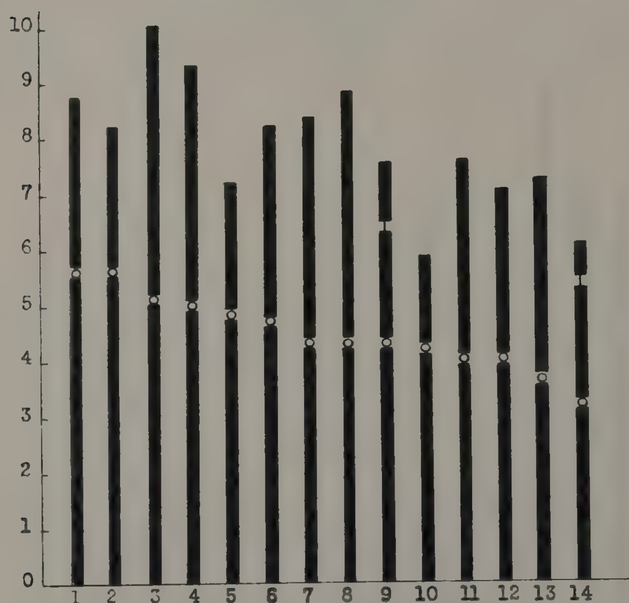
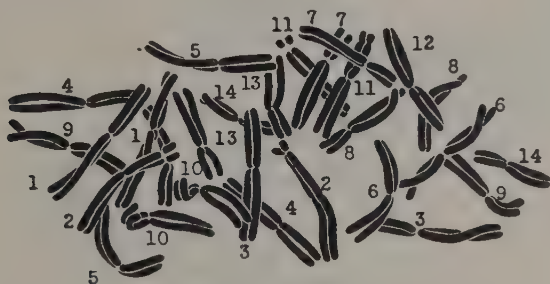


Fig. 2 — *T. Timopheevi*

metemos ombros a tal empreza, embora soubéssemos bem a que dificuldades e contrariedades nos iamos expôr. Sôbre tais dificuldades já WATKINS se referia em 1930, dizendo que: «*The chromosomes of any species of* Triticum *are all similar and there are no obvious*

differences between those of different species. They are also rather long difficult to study in somatic cells.»

Tem-se afirmado, além disso, que é tarefa escusada o buscar a identificação dos cromosomas, em algumas formas alopoliploides,



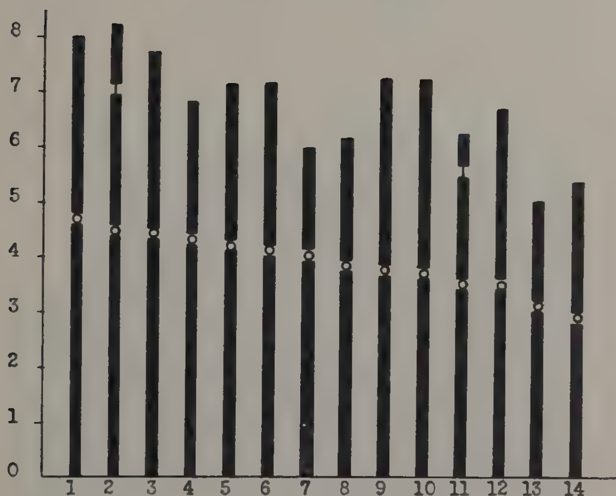


Fig. 3 — *T. dicoccum*

com os cromosomas dos possíveis diploides seus antepassados. E acrescenta-se que, nessa apreciação, se tem de entrar com as inevitáveis transformações dos cromosomas, através de numerosos «crossing-over», entre elementos parcialmente homologos.

Afirmou KOSTOFF (1937) que a descoberta dos antepassados dos trigos tetraploides e hexaploides, pelo estudo morfológico dos

cromosomas, não deverá ser coroada de êxito. Entende, no entanto que tais estudos podem mostrar o grau de diferenciação dos cro-



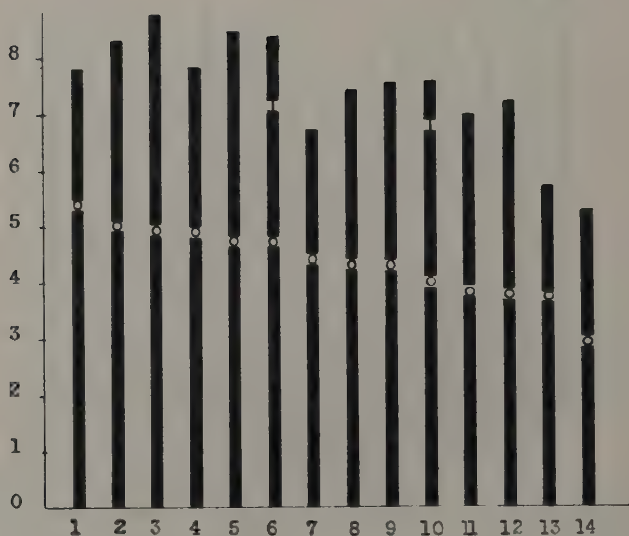
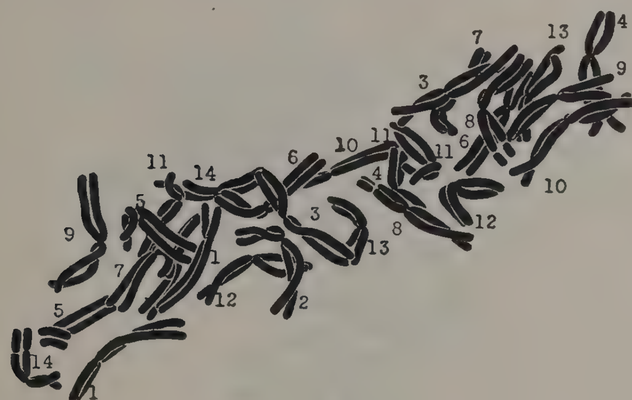


Fig. 4 — *T. persicum*

mosomas, durante o desenvolvimento filogenético de cada uma das espécies de *Triticum*.

Evidentemente, não será nunca, pela análise exclusiva dos ideo-

gramas que se definirá a filogenia do género. Como também não será a observação dos centros de distribuição geográfica, desligada essa observação de estudos sistemáticos ou genéticos, que conse-



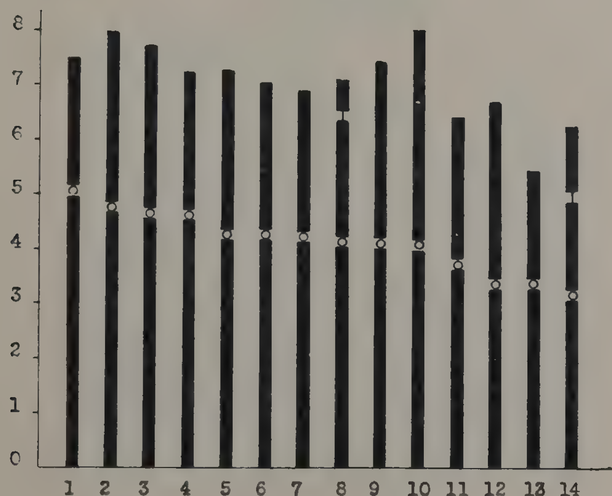


Fig. 5 — *T. orientale*

guirá resolver o problema. Claramente, só um estudo conjunto, abrangendo todos os aspectos, estará em condições de enfrentar essa empreza. Para isso serão precisos todos os subsídios; e nêles terão de figurar forçosamente os estudos citológicos, nomeada-

mente os que levarem à apreciação completa dos tipos de cromossomas das várias espécies. Por esta razão, apezar do que se tem dito, trazemos, à apreciação dos entendidos, os resultados das

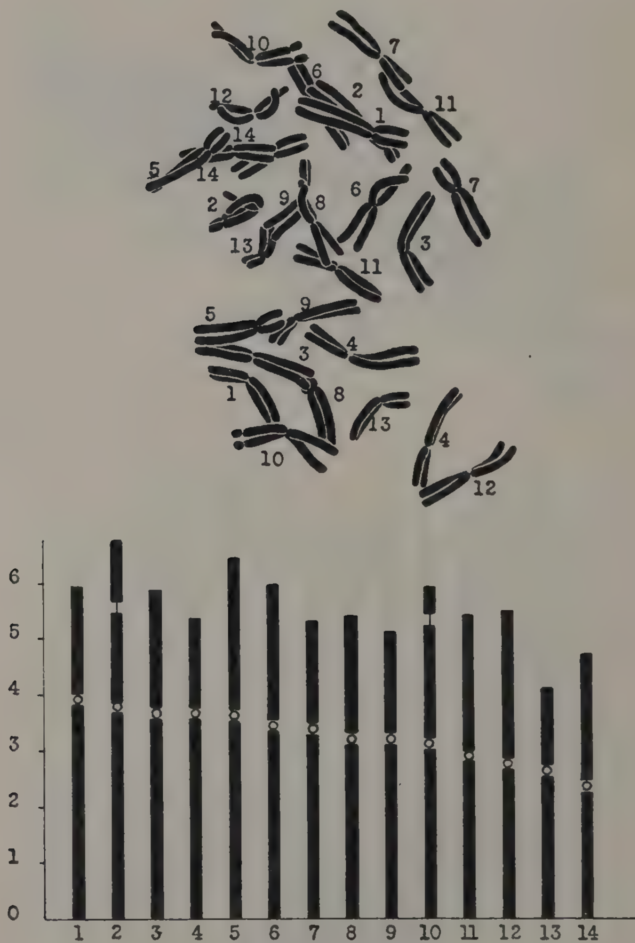


Fig. 6 — *T. durum*

nossas observações, os quais esperamos possam constituir, como dissémos, além do objectivo de esclarecerem a prática do «melhoramento», materiais de construção para o edifício complexo da análise filogenética do género *Triticum*.

Os cromosomas das várias espécies foram medidos em placas de metafase da mitose, seleccionadas, para êste objectivo, dentre as numerosas preparações que se obtiveram.



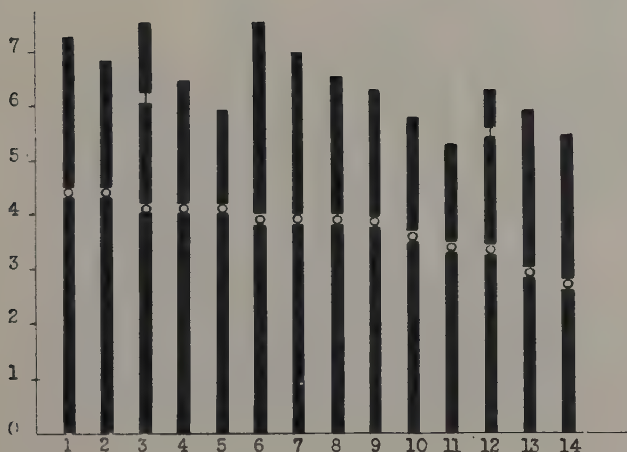
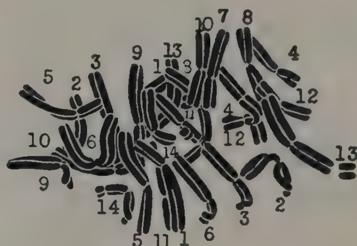


Fig. 7 — *T. turgidum*

Pretendeu-se obter um grau sensivelmente igual de contracção dos cromosomas, nas várias células, e que eles se apresentassem perfeitamente definidos, com contornos claros, bem distribuidos e com as constrições bem marcadas. Ainda, por precaução, adoptou-se o sistema de medir várias ideogramas e de obter entre êles as médias.

As cifras, portanto, que se vão referir dizem respeito às médias de várias determinações.

Os cromosomas dos trigos são bem conhecidos, sensivelmente isobraquiais, apresentando alguns dêles constrições secundárias, localizadas muito próximo do extremo dos cromosomas.



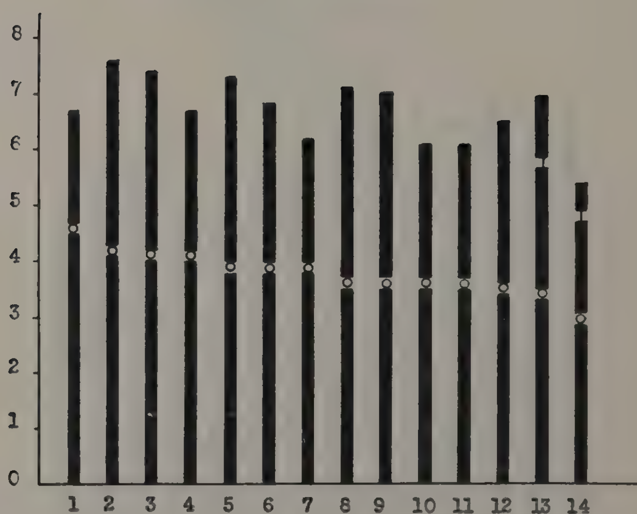


Fig. 8 -- *T. polonicum*

As figuras 1 a 15 e as fotografias 3 a 10 descrevem claramente êsses tipos de cromosomas.

A localização das constrições secundárias é sempre trabalho difícil. Por essa razão, nos ideogramas desenhados, apenas se pretendeu definir com rigôr a posição daquelas que têm responsabilidades nucleologénicas.

A existência de satelites nos trigos diploides foi pela primeira vez evidenciada por SMITH (1936); êste acrescentou tais corpos ao ideograma que um dos autores dêste escrito (CAMARA, 1934) havia apresentado para o *Triticum monococcum*. A êste respeito importa referir que, segundo o que observámos, após certas fixações, como as de ácido crómico e formol, segundo a técnica de

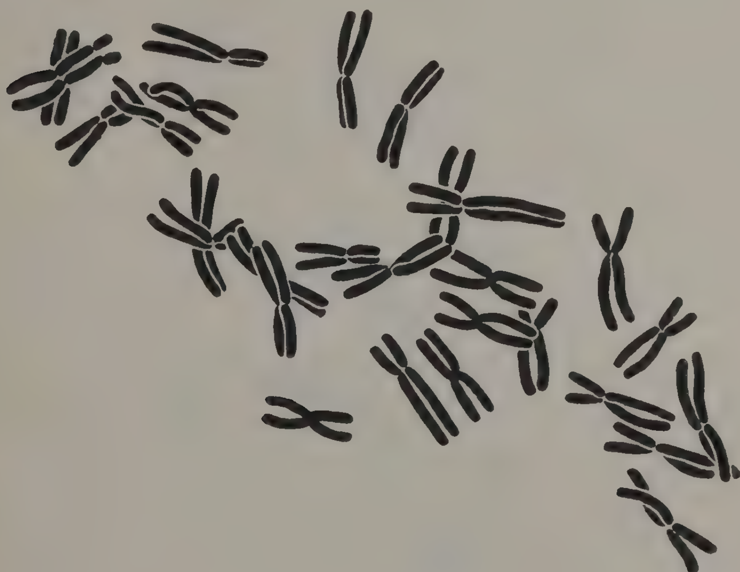


Fig. 9 — *T. Timopheevi*

LEWITSKY, na proporção de 6:4, com ou sem tratamento prévio de hidrato de cloral, se veem corpos terminais muito curtos semelhantes a satelites. Com outros fixadores, porém, êsses corpos terminais apresentam-se já menos contraídos, dando o aspecto de simples braços articulados por constrições secundárias sub-terminais. Sem dúvida essas constrições são as zonas geradoras de nucleolos, como se pode concluir pela observação das telofases, e pela posição sempre distal dos nucleolos.

Com os trigos tetraploides sucede um facto semelhante. As dimensões dos corpos terminais, satelites ou simples segmentos, destacados pelas constrições secundárias, variam bastante, consoante os tratamentos e fixações.

Tabela I

Cromosomas	*T. dicoccoides*		*T. Timopheevi*		*T. dicoccum*		*T. persicum*		*T. orientale*		*T. durum*		*T. turgidum*		*T. polonicum*	
	Braços		Braços		Braços		Braços		Braços		Braços		Braços		Braços	
	Comprimento em μ	Relação	Comprimento em μ	Relação	Comprimento em μ	Relação	Comprimento em μ	Relação	Comprimento em μ	Relação	Comprimento em μ	Relação	Comprimento em μ	Relação	Comprimento em μ	Relação
1	5,05—2,30	2,19	5,50—3,05	1,81	4,55—3,20	1,42	5,30—2,30	2,30	4,95—2,30	2,15	3,80—1,90	2,00	4,30—2,75	1,56	4,50—2,00	2,25
2	4,70—3,20	1,46	5,50—2,50	2,20	4,35—2,35—1,1	1,26	4,90—3,20	1,53	4,65—3,10	1,50	3,65—1,6—1,0	1,40	4,30—2,30	1,86	4,10—3,30	1,24
3	4,6—3,0—1,2	1,09	5,00—4,80	1,04	4,30—3,20	1,34	4,85—3,75	1,29	4,55—2,95	1,53	3,55—2,10	2,64	4,0—1,85—1,2	1,31	4,00—3,20	1,25
4	4,30—2,35	1,82	4,90—4,20	1,16	4,20—2,40	1,75	4,80—2,85	1,68	4,50—2,50	1,80	3,55—1,60	2,25	4,00—2,25	1,77	4,00—2,50	1,60
5	4,20—3,00	1,40	4,75—2,25	2,10	4,10—2,85	1,43	4,65—3,65	1,27	4,15—2,90	1,43	3,50—2,70	1,33	4,00—1,70	2,35	3,80—3,30	1,15
6	4,20—2,25	1,86	4,60—3,40	1,35	4,00—2,95	1,35	4,65—2,2—1,2	1,36	4,15—2,65	1,56	3,35—2,40	1,39	3,80—3,50	1,08	3,80—2,85	1,36
7	4,05—2,15—0,5	1,59	4,20—3,95	1,06	3,95—1,85	2,13	4,35—2,20	1,97	4,10—2,55	1,60	3,30—1,80	1,83	3,80—2,95	1,28	3,80—2,20	1,18
8	4,00—2,20	1,81	4,20—3,40	1,23	3,75—2,20	1,70	4,25—3,00	1,41	4,0—2,1—0,5	1,53	3,10—2,10	1,47	3,80—2,50	1,52	3,50—3,40	1,02
9	3,75—3,10	1,20	4,2—1,9—1,05	1,42	3,65—3,40	1,07	4,20—3,15	1,35	4,00—3,20	1,25	3,10—1,80	1,72	3,75—2,30	1,63	3,50—3,30	1,06
10	3,70—1,90	1,94	4,10—1,55	2,64	3,60—3,40	1,05	3,9—2,6—0,7	1,15	3,95—3,80	1,03	3,0—2,0—0,5	1,20	3,50—2,05	1,77	3,50—2,40	1,45
11	3,60—2,35	1,53	3,90—3,50	1,11	3,4—1,9—0,6	1,36	3,75—3,05	1,26	3,60—2,55	1,41	2,80—2,45	1,14	3,30—1,75	1,88	3,50—2,40	1,45
12	3,60—2,35	1,53	3,90—2,95	1,32	3,40—3,15	1,17	3,70—3,35	1,10	3,25—3,20	1,01	2,65—2,65	1,00	3,25—1,95—0,70	1,22	3,40—2,90	1,17
13	3,40—2,70	1,25	3,55—3,50	1,00	3,00—1,80	1,66	3,60—1,90	1,92	3,25—1,95	1,68	2,55—1,40	1,82	2,85—2,85	1,00	3,3—2,2—1,1	1,00
14	3,05—2,95	1,03	3,1—2,0—0,60	1,18	2,80—2,35	1,19	2,85—2,25	1,26	3,05—1,6—1,2	1,08	2,25—2,25	1,00	2,60—2,60	1,00	2,85—1,65—0,5	1,32

Nos ideogramas desenhados preferiu-se dispôr os cromosomas por ordem decrescente do braço maior. Desta forma os cromosomas SAT aparecem nas séries com numeração variável, consoante a posição em que se encontram os respectivos centromeras.

As figuras 1 a 14 apresentam vários ideogramas obtidos após as medições referidas e a determinação das médias. Para mais fàcilmente se poderem comparar as dimensões dos vários cromo-



Fig. 10 — *T. dicoccum*

somas nas diversas espécies estudadas, *T. dicoccoides, Timopheevi, dicoccum, persicum, orientale, durum, turgidum, polonicum,* elaborámos a tabela I, em que se referem, além dos comprimentos dos braços em μ, as relações existentes entre êles.

Por essa tabela nota-se que o braço mais comprido se encontra nos cromosomas do *Triticum Timopheevi*, com 5,5 μ, seguindo-se-lhe o *Triticum persicum* e o *T. dicoccoides;* e que o braço mais

curto se observa no *Triticum durum*, com 2,25 μ, seguindo-se-lhe o *Triticum turgidum* e o *T. dicoccum*.

Os cromosomas satelizados foram definidos, para as várias

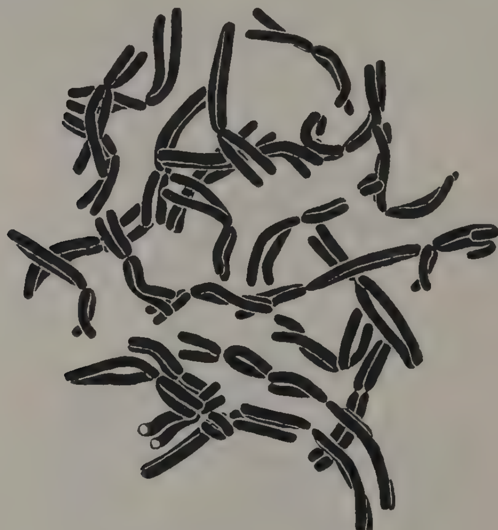


Fig. 11 — *T. persicum*

espécies, da seguinte forma, em relação ao comprimento do braço maior dentro dos respectivos genómios:

No *Triticum dicoccoides*.	cromosomas	n.os	3 e 7
» *Timopheevi*.	»	»	9 e 14
» *dicoccum*...	»	»	2 e 12
» *persicum*...	»	»	6 e 10
» *orientale*...	»	»	8 e 14
» *durum*.....	»	»	2 e 10
» *turgidum*...	»	»	3 e 12
» *polonicum*..	»	»	13 e 14

Verifica-se portanto uma grande variabilidade, em relação a êstes cromosomas, os quais, deverá acentuar-se, pelo menos para a zona nucleologénica, devem ser os mesmos elementos originais nos vários tetraploides. É de admitir assim que as diversas espécies sofressem grandes rearranjos nos seus cromosomas, como translo-

cações ou intercâmbios segmentários. A apreciação das relações de qualquer dos tipos de cromosomas conduziria a resultados seme-

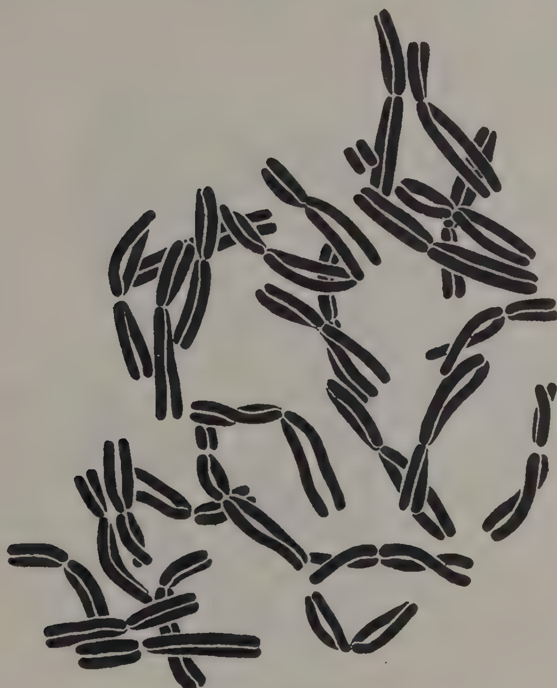


Fig. 12 — *T. durum*

lhantes. Vejam-se, por exemplo, as proporções dos braços para o primeiro tipo de cromosoma. São elas as seguintes:

T. dicoccoides	2.19 : 1
Timopheevi	1.81 : 1
dicoccum	1.42 : 1
persicum	2.30 : 1
orientale...............	2.15 : 1
durum	2.00 : 1
turgidum	1.56 : 1
polonicum	2.25 : 1

É crível que os tipos originais de cromosomas sejam sensível-

mente os isobraquiais, isto é os que tenham uma relação interbraquial próxima de 1:1. Quere dizer que, se isto é verdade, qualquer das espécies apontadas experimentou, para o tipo de cromosoma considerado, profunda transformação. À mesma conclusão se chegaria se comparássemos os cromosomas SAT. Para facilitar essa comparação elaborámos a tabela II.

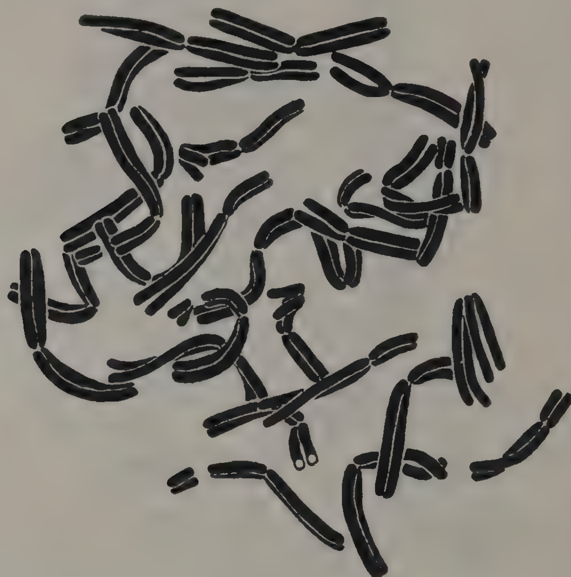


Fig. 13 — *T. turgidum*

Tabela II

Dimensões dos cromosomas SAT nas espécies de trigos tetraploides

Espécies	1.º cromosoma-SAT	2.º cromosoma-SAT
Triticum dicoccoides . .	4,6 . 3,0 — 1,2	4,05 . 2,15 — 0,5
» *Timopheevi* . .	4,2 . 1,90 — 1,05	3,1 . 2,0 — 0,6
» *dicoccum* . . .	4,35 . 2,35 — 1,1	3,4 . 1,9 — 0,6
» *persicum* . . .	4,65 . 2,2 — 1,2	3,9 . 2,6 — 0,7
» *orientale* . . .	4,0 . 2,1 — 1,0	3,05 . 1,6 — 0,5
» *durum*	3,65 . 1,6 — 1,0	3,00 . 2,0 — 0,5
» *turgidum* . . .	4,0 . 1,85 — 1,2	3,25 . 1,95 — 0,7
» *polonicum* . .	3,3 . 2,2 — 1,1	2,85 . 1,65 — 0,5

Nesta tabela os pontos representam os centromeras e os traços de união as constrições secundárias.

Pela observação destes valores parece que não obstante terem sofrido os cromosomas grande transformação, nas diversas espécies, as posições das constrições secundárias se mantiveram sensìvelmente constantes.



Fig. 14 — *T. turgidum*

Ainda a tabela III dá gràficamente as dimensões dos vários cromosomas em tôdas as espécies. Observando os valores das relações interbraquiais vê-se desde logo um facto curioso: é que a relação igual ou superior a 2 só aparece num tipo de cromosoma nas espécies *T. dicoccoides, dicoccum, persicum, turgidum* e *polonicum;* em compensação nas espécies *T. Timopheevi* e *T. durum* repete-se em 3 cromosomas a referida relação.

O estudo da meiose dos trigos tetraploides foi empreendido, por vários citologistas, com o objectivo essencial de determinar as relações dos seus genómios. Vasto trabalho se executou neste

Tabela III

	T. DICOCCOIDES		T. ORIENTALE
1	2.19	1	2.15
2	1.46	2	1.50
3	1.09	3	1.53
4	1.82	4	1.80
5	1.40	5	1.43
6	1.86	6	1.56
7	1.59	7	1.60
8	1.81	8	1.53
9	1.20	9	1.25
10	1.94	10	1.03
11	1.53	11	1.41
12	1.53	12	1.01
13	1.25	13	1.68
14	1.03	14	1.08

	T TIMOPHEEVI		T. DURUM
1	1.81	1	2.00
2	2.20	2	1.40
3	1.04	3	2.64
4	1.16	4	2.25
5	2.10	5	1.33
6	1.35	6	1.39
7	1.06	7	1.83
8	1.23	8	1.47
9	1.42	9	1.72
10	2.64	10	1.20
11	1.11	11	1.14
12	1.32	12	1.00
13	1.00	13	1.82
14	1.18	14	1.00

	T. DICOCCUM		T. TURGIDUM
1	1.42	1	1.56
2	1.26	2	1.86
3	1.34	3	1.31
4	1.75	4	1.77
5	1.43	5	2.35
6	1.35	6	1.08
7	2.13	7	1.28
8	1.70	8	1.52
9	1.07	9	1.63
10	1.05	10	1.77
11	1.36	11	1.88
12	1.17	12	1.22
13	1.66	13	1.00
14	1.19	14	1.00

	T. PERSICUM		T. POLONICUM
1	2.30	1	2.25
2	1.53	2	1.24
3	1.29	3	1.25
4	1.68	4	1.60
5	1.27	5	1.15
6	1.36	6	1.36
7	1.97	7	1.18
8	1.41	8	1.02
9	1.35	9	1.06
10	1.15	10	1.45
11	1.26	11	1.45
12	1.10	12	1.17
13	1.92	13	1.00
14	1.26	14	1.32

campo, graças principalmente à intervenção de KIHARA e dos seus colaboradores.

Sem dúvida as relações de quiasmata foram olhadas pelos citologistas como proporcionando a determinação das afinidades existentes entre as várias espécies.



Fig. 15 — *T. polonicum*

Em tôdas as espécies, excepção possìvelmente do *Triticum Timopheevi*, há como é sabido os dois genómios A e B. Mesmo nesta espécie a opinião de KIHARA e seus colaboradores, como adiante veremos, é que o genómio B continua a ser o mesmo, ao contrário do que supõe KOSTOFF que afirma ser um genómio alterado a que chama β.

Enfim, conhecem-se bastante bem as relações dos genómios, e conhecem-se perfeitamente as associações de cromosomas na meiose. Igualmente se determinaram as freqüências de quiasmata, que são naturalmente variáveis consoante se trata de linhas puras ou de híbridos. Sabe-se de facto que a freqüência de quiasmata totais e terminais diminui nos híbridos em relação aos progenitores puros.

Ao estudarmos a meiose moveu-nos outro objectivo: o de procurar elementos que nos indicassem a existência de rearranjos cromosómicos, como inversões e translocações, não só entre espécies diversas como entre formas diferentes da mesma espécie. Para isso estudaram-se híbridos, de primeira geração, *dicoccum* × *polo-*

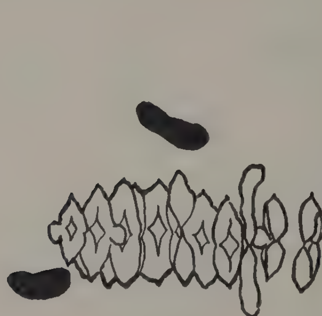


Fig. 16 — *Turgidum* × *durum*

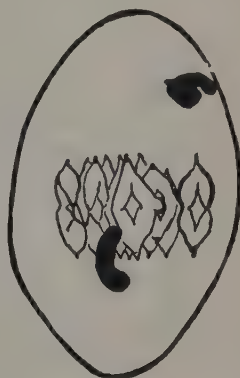


Fig. 17 — *Durum* × *durum*

nicum, *turgidum* × *dicoccum*, *turgidum* × *durum*, *turgidum* × *polonicum*, e *durum* × *dicoccum*, de material que o primeiro autor acumulara no seu laboratório do Instituto Superior de Agronomia. Ao mesmo tempo estudaram-se híbridos de variedades diversas de *durum* e de *turgidum*.

Foi possível observar variadas vezes, na F_1 dêstes últimos híbridos, falta de emparelhamento de dois cromosomas, conforme representam as fig. 16 e 17 e as microfotografias 12, 13, 15 e 16, bem como associações plurivalentes, como o caso representado na fig. 18, dum cruzamento de duas variedades *turgidum* × *turgidum*. Da mesma forma os cruzamentos interespecíficos conduziram a resultados semelhantes, como o da fig. 19, duma F_1 de *turgidum* × *durum*.

Parece que os intercâmbios segmentários se devem dar nos trigos com certa freqüência quando se realizam cruzamentos inter-específicos. Isso poderá constituir mesmo a razão das anomalias observadas na meiose e no número de cromosomas de certas formas.

As associações plurivalentes têm-se encontrado em numerosos cruzamentos, como referiram KATTERMANN (1934, 35, a, b), e LOVE

(1939). A explicação destas associações deve encontrar-se segundo as afirmações de KIHARA e NISHYAMA (1937) e KOSTOFF (1937) no emparelhamento verificado, nos híbridos, entre cromosomas parcial-

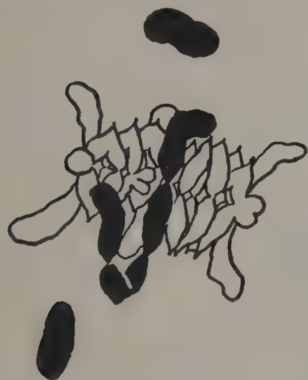


Fig. 18 — *Turgidum* × *turgidum*

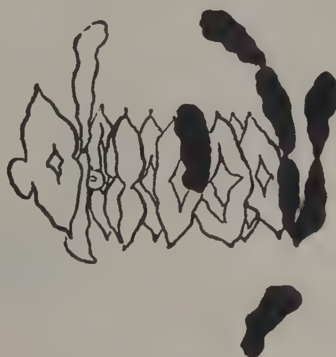


Fig. 19 — *Turgidum* × *durum*



Fig.20 — *Dicoccum* × *polonicum*



Fig. 21 — *Polonicum* × *dicoccum*

mente homólogos, o que conduz à formação de aneis cromosómicos nas descendências de tais híbridos.

Como dissemos, em variados cruzamentos de trigos tetraploides, até da mesma espécie, temos observado essas associações pluriva-

lentes, trivalentes e até tetravalentes. Quem tenha prática na citologia de trigos terá observado o mesmo. Demais THOMPSON e THOMPSON (1937) mostraram nos trigos *durum* que pode haver translocações recíprocas sem semiesterilidade. O mesmo mostrou SMITH para o *Triticum monococcum* (1936).

Quere dizer que os intercâmbios segmentários poderão dar-se, sem que as plantas, que os experimentam, fiquem em condições de inferioridade perante as outras. Isso será uma razão poderosa para

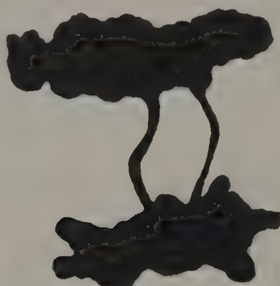


Fig. 22 — *Turgidum* × *polonicum*

conceber a variação dos trigos e quiçá a sua evolução atravez dos «*efeitos de posição*» os mais variados.

Foram seguidamente analisadas tôdas as pontes anafásicas, observadas depois de certos cruzamentos, como evidenciando a existência de inversões entre os cromosomas afectados. Assim as figuras 20, 21 e 22 são vários exemplos de pontes anafásicas e telofásicas de híbridos, respectivamente de *dicoccum* × *polonicum*, *polonicum* × *dicoccum* e *turgidum* × *polonicum*.

4. DISCUSSÃO

O problema da origem do género *Triticum* levou numerosos citologistas e genetistas a empreenderem investigações em variados sentidos. Uns cruzaram espécies diferentes e trigos das várias espécies com plantas de géneros afins, a-fim-de determinar, pela observação dos cromosomas nas metafases, da primeira divisão meiótica, as homologias dos vários genómios; outros tentaram por medições

cuidadosas dos cromosomas, das várias espécies, averiguar as relações existentes entre elas.

Já dissemos, no princípio dêste trabalho, que para alguns autores é inútil procurar a identificação dos cromosomas nas formas alopoliploides, com os das formas diploides, que se supõem seus antepassados, visto que os cromosomas se hão-de sujeitar através do tempo a numerosas transformações. Também dissemos que só um estudo conjunto, em que se considerem os princípios da botânica geográfica, os da genética e os da citologia, poderá carrejar materiais para enfrentar o problema da filogenia do género.

Vejamos agora se as determinações que fizemos, no decurso dêste estudo, nos podem trazer algum elemento que elucide a questão.

No grupo dos trigos tetraploides estudámos, como atrás se menciona, a citologia de 8 espécies, *dicoccoides, Timopheevi, dicoccum, persicum, orientale, durum, turgidum* e *polonicum*.

Segundo a maneira de ver de VAVILOV, expendida no seu trabalho sôbre trigos da Abissínia (1931), a divisão do grupo dos trigos com 28 cromosomas em 5 espécies, *durum, turgidum, polonicum, dicoccum e persicum*, deveria manter-se, visto que as divisões entre elas, pelo menos na generalidade, são perfeitamente claras. As espécies de *T. orientale* e *T. pyramidale* deveriam ser incluídas em qualquer das espécies acima referidas, uma vez que os caracteres que os distinguém se encontram em formas da Abissínia e do Mediterrâneo. Assim as fôlhas pubescentes do *Triticum orientale,* Perc. existem também em trigos *durum* da Abissínia, e o grão alongado aparece igualmente em formas do Mediterrâneo. Por esta razão VAVILOV é de parecer que o *Triticum orientale* deve ser considerado como uma raça particular do *Triticum durum*. Também os caracteres, espiga densa, fôlhas pubescentes e palha curta do *Triticum pyramidale,* Perc. aparecem em formas *durum e turgidum* da Abissínia. Demais, segundo a mesma opinião de VAVILOV nem uma nem outra das supostas espécies têm localização geográfica clara e o número de variedades que possuem é muito baixo.

Apezar destes argumentos, sempre quizemos estudar as duas espécies de PERCIVAL, com o desejo de observar que diferenças se notariam nos seus cariótipos. O estudo citológico realizou-se sôbre

material obtido das colecções originais de PERCIVAL, graças à amabilidade da DR.ª ERITH.

Devemos desde já salientar que a variabilidade dos cromosomas do *T. durum* é tão grande que nos obrigará num futuro próximo a fazer o estudo mais pormenorizado sôbre as suas raças cariotípicas. Os resultados obtidos no *T. pyramidale* incluem-se dentro das determinações feitas para o *durum*. Os do *T. orientale* porém afastam-se bastante e por isso os incluimos ao lado dos resultados das outras espécies.

O conhecimento que hoje se tem dos trigos tetraploides, ou melhor da sua origem e dispersão no globo, resulta em grande parte da contribuição formidável dada por VAVILOV, depois da sua viagem à Abissínia. Os genetistas pensam assim, que o norte de África é o centro de diversidade e origem dos trigos tetraploides. VAVILOV assim se pronunciou em 1922, STOLETOVA em 1924 e FLAKSBERGER em 1928.

Supunha PERCIVAL que o *Triticum dicoccum* e o *T. orientale* provinham do *dicoccoides*, que o *durum* fôra originado a partir do *dicoccoides* ou do *dicoccum* e o *polonicum* do *durum*. Por outro lado, supunha que o *Triticum turgidum* era uma raça hibrida produzida pelo cruzamento duma forma alta europeia de *Triticum dicoccum* com *T. compactum* ou *vulgare*.

A dispersão dos trigos tetraploides foi seguramente muito complexa. Se em certas zonas se encontra o rasto da sua marcha de expansão, na conquista de espaço vital, em outras, por onde êles deveriam ter passado, não se notam quaisquer traços. Sem dúvida os estudos executados, sôbre o material vastíssimo da Abissínia, deu alguns elementos preciosos aos genetistas russos, para esclarecimento do problema. Tais elementos levou-os até a acreditar que as formas tetraploides da Abissínia eram os antepassados remotos, ou pelo menos descendentes mais próximos dos antepassados comuns, dos trigos tetraploides que se espalharam nas regiões mediterrânicas. Como é sabido, a flora trigueira, desta região, é caracterizada por grande afinidade entre as espécies *Triticum durum*, *turgidum* e *dicoccum*. Essa afinidade é atribuída, segundo VAVILOV, à grande uniformidade das condições climatéricas em tôda essa região de trigo. Isto relaciona-se à unidade ecológica destas formas e à sua diferença para com as formas mediterrânicas de dias longos.

Os trigos da Abissínia são, sob muitos pontos de vista, distintos dos outros países. Segundo VAVILOV, é muitas vezes difícil saber a que espécies êles deverão pertencer, visto surgirem formas intermédias, entre duas espécies, em grande número.

Os trigos da Abissínia têm coleoptilos com 4-6 feixes em lugar de 2 e por isso são diferentes de todos os trigos conhecidos hexaploides e tetraploides. Para VAVILOV êste caracter, número de feixes, é decisivo. E assim, àcêrca do *Triticum persicum*, que PERCIVAL incluíra no grupo dos trigos Indo-Abissínicos, VAVILOV é de parecer contrário, pois esta espécie não tem os tais 4-6 feixes nos coleoptilos. É claro que esta decisão vem completada com outros caracteres, nomeadamente com os da resistência às *Puccinias* e à *Erisiphe graminis*, uma vez que os trigos da Abissínia não são resistentes e o *Triticum persicum* é.

Não nos vamos perder nesta discussão, nos meandros da origem do trigo. Êsse assunto levar-nos-ia excessivamente longe e afastar-se-ia do tema primário do nosso trabalho. Apenas pretendemos abordá-lo, para nos situar a questão citológica, nas suas relações com o problema filogenético. Por isso faremos uns ligeiros, sumaríssimos reparos ao que se concebe, sôbre a origem de algumas espécies ou da sua transformação nas migrações que sofreu.

Como se sabe, diferentes métodos têm sido aplicados, para resolver o problema da origem das plantas cultivadas, método linguístico, histórico, arqueológico, botânico, genético, citológico e outros.

Para o caso especial dos trigos, os métodos mais aplicáveis, de efeitos mais seguros, são os da geografia botânica. Por êste método, trata-se de estabelecer a distribuïção geográfica das formas botânicas sôbre o globo e de fixar os lugares da sua concentração. É evidente que a aplicação dêste método obriga à compilação de material o mais vasto possível, à acumulação de colecções as mais ricas sobretudo dos centros conhecidos como os de cultura mais antiga.

Vejamos, em primeiro lugar, e a título de curiosidade, qual foi a sorte do *Triticum dicoccum*. Tratamo-lo em primeiro lugar por ser talvez o de diferenciação ecologo-morfológica mais complicada. VAVILOV dividiu os *dicoccum* em 3 sub-espécies básicas; *abyssinicum* (incluindo as formas abexins, indianas e certas

árabes), *europeum* e *asiaticum* (compreendendo formas da Ásia Menor e Transcaucasia).

Os elementos de que se dispõe são ainda insuficientes para uma análise cuidadosa da dinâmica da evolução desta espécie. Entretanto FLAKSBERGER em relação a êste trigo é de parecer que êle emigrou das regiões montanhosas da Abissínia, dividindo-se então em dois ramos, um que tomou o caminho do oriente, abalando para a Arábia, Pérsia e Índia, outro que se dirigiu para o norte, deslocando-se para o Egipto e espraiando-se depois por tôda a África setentrional. É crível que o ramo do *dicoccum*, ao avançar para o norte, passasse à Síria, Palestina e Caucaso, onde se sujeitou a selecções, conforme refere PERCIVAL, e que daí passasse à Europa, originando as formas que se encontram na Sérvia, na Rússia e que se deslocaram depois para ocidente.

Sente-se a tendência para supôr que os *trigos dicoccum* foram os pioneiros, dos tetraploides, que se deslocaram, pelo norte de África, junto à costa do Mediterrâneo, tal como FLAKSBERGER anuncia, ao mesmo tempo que outro grupo se deslocava pela Europa, seguindo a marcha de oriente para ocidente. Foram duas emigrações paralelas, que se executaram, possivelmente a velocidades diferentes. É muito possível que a do norte de África se fizesse mais ràpidamente por a distância ser menor. Em todo o caso deveriam ter passado à Península hispânica, quando chegavam aí, depois duma grande viagem, os outros *dicoccum* que haviam atravessado a Europa. É crível assim, que na Península se tivessem hibridado, fixando-se tipos diferentes dos grupos do norte de África e dos tipos europeus. Com efeito os *dicoccum* da Biscaia são muito semelhantes às formas alemãs e francesas, menos no tipo das glumas em que se parecem com os de Marrocos. É natural ainda que, em conseqüência dessa mestiçagem, os trigos *dicoccum* se sujeitassem a uma grande segregação, e que isso constituisse umas das razões do abandono da sua cultura na Península.

Segundo BHATIA (1928) não é de aceitar o que se tem anunciado, que a Abissínia é o lugar de origem dos trigos *dicoccum*, particularmente dos asiáticos, visto que os tipos da Abissínia são muito diferentes dos outros. Argumenta com a existência do *dicoccum* pubescente e de raquis frágil, da Índia, que se não encontra, em nenhuma das formas da Abissínia, segundo dizem PERCIVAL (1936) e STOLETOVA (1931).

Parece-nos que esta razão não é bastante para discutir o bêrço original do *dicoccum*. Com efeito ninguém poderá pensar que êle se podesse manter, em todo o seu longo trajecto, com a mesma constituição genética original. Aqui e além foram surgindo mutações, umas emprestando resistência, perante as condições ecológicas da região invadida, outras dando-lhe maior eficiência na sua propagação — o raquis frágil é uma dessas quando as glumas são aderentes — e outras baixando a vitalidade das plantas. Claro que só as primeiras vencem na luta da selecção natural e assim, de mutação em mutação, crivadas severamente pelas condições do meio, aí vai o trigo conquistando novos domínios para a sua expansão. Que admira assim que uma espécie ganhe, ao passar da zona, caracteres novos, como a pubescência e o raquis frágil?

Demais, era possível que se dessem cruzamentos expontâneos com trigos *durum* ou outros, dos quais retirasse o carácter pubescente. Nós próprios, nas nossas culturas, vimos produzido por um cruzamento natural um trigo *dicoccum* fortemente pubescente. Enquanto a segregação originava trigos nas várias gradações de pubescência, verificou-se que as mais fortemente pubescentes eram as formas mais rústicas, de longe muito mais resistentes á secura que as glabras.

O critério de determinação do centro de origem dos investigadores russos, é o de buscar o ponto do globo onde se encontra maior diversidade. Ora para os trigos tetraploides êsse ponto onde há maior riqueza de formas é a Abissínia. O facto dos trigos desta região serem diferentes dos de qualquer outra parte do mundo, como dizem PALMOVA e JAKUBZINER (1931), nada significa, visto que, no caminho da emigração, os trigos haviam fatalmente de sofrer mutações; e era muito natural que, ao abandonarem as zonas montanhosas de condições tão peculiares, se submetessem desde logo a uma genovariação ou variação cromosómica estrutural que as afastasse definitivamente das formas originais. O número de feixes do coleóptilo podia ser assim uma das primeiras mutações, naturalmente correlacionada com outros carácteres fisiológicos de alto interêsse para as condições ecológicas que os trigos mutados teriam de suportar.

Todos sabem com efeito que uma simples mutação factorial pode afectar simultaneamente variados carácteres. Sem ir mais longe, basta citar o caso da bem conhecida mutação «vestigial»

da *Drosophila melanogaster* que afecta não só o comprimento das azas, dos balanceiros, mas também a forma do abdomen, etc..

Há ainda outro aspecto que se tem de considerar: é a existência do trigo *dicoccum* em manchas, prova que elas são hoje relíquias ou reminiscências dêsse rasto contínuo. Aqui ou além desapareceriam ou pela selecção natural ou pela competição dos outros trigos mais valiosos sob o ponto de vista cultural.

Quanto à origem do *T. durum* ela não foi bem definida senão depois da intervenção do Instituto de Botânica Aplicada e do Melhoramento de Plantas de Leningrado. DECANDOLLE supunha que êle havia sido originado na Península Ibérica e no norte de África. E de então para cá, até ao estudo de ORLOV (1922), não houve quaisquer trabalhos que mereçam o nosso interêsse.

No trabalho fundamental de VAVILOV os trigos *durum* arrumam-se em duas sub-espécies *T. durum abyssinicum*, Vav. e *T. durum expansum*, Vav.. Os da primeira sub-espécie, da Abissínia, constituem o grupo primário dos *durum*. As razões da importância dêste grupo proveem dêle ser notàvelmente bem definido, tanto sob o ponto de vista de localização geográfica, como de caracteres morfológicos, ecológicos e anatómicos. As formas de transição, entre êste grupo e os restantes grupos da espécie *durum*, estabelecem o rasto da sua evolução da Abissínia, através do Egipto, Síria, Palestina, e outros países mediterrânicos.

A segunda sub-espécie, do *Triticum durum, expansum*, Vav. dividir-se-ia em três secções: *africanum, mediterraneum* e *europeum*. Além destas secções distinguir-se-iam ainda 3 grupos geográficos de formas como o grupo da Síria-Palestina, de grande interêsse para os trabalhos de melhoramento, o grupo egipcio e o grupo dotado do carácter recessivo «sem ligulas» das ilhas mediterrânicas.

As relações do *Triticum turgidum* parecem igualmente situar a sua origem na Abissínia, segundo êsse grupo *abyssinicum*, VAV. donde irradiaram depois para as regiões mediterrânicas a constituir êsse agrupamento complexo de formas «*mediterranium*, FLAKSB.».

A mesma divisão propõe VAVILOV para a espécie *Triticum polonicum*, que êle supõe resultar duma mutação das formas *durum*.

A espécie *Triticum persicum*, VAV. está bem localizada geogrà-

ficamente na Transcaucasia e nas regiões montanhosas da Arménia. Por esta razão e porque além de ser fàcilmente distinguível, pelos seus grãos, caracterìsticamente enrugados, inclui cêrca duma dúzia de raças diferentes e variedades, é de acreditar que se trate duma boa espécie *Lineana*. Tem caracteres paralelos às formas *durum* da Abissínia. Parece assim que proviesse destas.

Finalmente, com respeito ao *T. dicoccoides* KÖRN e ao *T. Timopheevi* ZHUK. sabe-se pouco das suas constituïções genéticas e das suas posições filogenéticas dentro do género. A primeira espécie concentra as suas diversas formas na Síria meridional e a segunda na Palestina. É crível, porém, que resultassem ainda de antepassados provindo do centro de origem da Abissínia e que sofressem alterações sob influência do meio, nas regiões do Sudoeste da Ásia.

É evidente que o aclaramento do problema da filogenia requere muito mais elementos de estudo e que êste se execute em todos os aspectos. Se os estudos de botânica geográfica, levados a efeito pela magnífica escola de VAVILOV, são dignos do maior louvor, pela elucidação que deram, importa juntar mais elementos genéticos, como a revelação da dominância dos genes, e possìvelmente, com conquistas futuras, a sua localização nos vários cromosomas.

Tem-se partido do princípio que os genes selvagens são dominantes e que os mutantes apresentam, portanto, a recessividade perante estes. De facto, na esmagadora maioria dos casos, verifica-se êste princípio. Claro que teremos de estar prevenidos, pois pode suceder que uma mutação origine a dominância a partir dum alelo selvagem. Entretanto, por êste método se confirmam juízos inferidos dos estudos da botânica geográfica. Assim, a coloração purpúrea dos grãos, dos trigos tetraploides abexins, é dominante sôbre as colorações das outras formas. Da mesma maneira os caracteres das fôlhas, dos trigos abexins, são dominantes sôbre os trigos do mediterrâneo. Confirmando ainda êste facto, os caracteres endémicos dos trigos tetraploides, dos países mediterrânicos, como o já citado *«sem ligulas»* e *«aristas lisas»*, respectivamente de Chipre e da Síria, são recessivos.

Se, com o progresso destes trabalhos, a definição, para os caracteres alelomórficos fundamentais das espécies, der o sentido da dominância, e se conseguir ainda encontrar diferenças na localização dos genes, isto é, permitindo a descoberta, pelos meios gené-

ticos, dos rearranjos cromosómicos, então estaremos muito próximo de compreender bem a filogenia do género.

Para o esclarecimento da origem do trigo deverão ter ainda interesse os estudos dos haploides. Sabe-se com efeito que é relativamente fácil produzir estas plantas, por tratamentos adequados de raios X sôbre o pólen (KATAYMA, 1934, 1935). Trigos haploides-*durum* foram já obtidos por YEFEIKIN e VASILYEV (1936).

Segundo KATAYMA uma planta haploide AB, dum alopolipoide AABB, pode dar, depois duma disjunção ao acaso dos cromosomas, espécies diploides AA e BB que poderão parecer-se com algumas espécies antigas originárias.

Por tudo quanto se disse, parecem bem necessários os estudos cariológicos, quer tendentes a definir as relações dos genómios quer a identificar os cromosomas nos vários ideogramas.

Analisemos primeiramente, embora com brevidade, aquilo que se tem conquistado seguindo a primeira via.

O pioneiro da análise dos genómios dos trigos, quer entre as suas espécies, quer entre elas e as dos géneros relacionados *Aegilops* e *Secale*, foi o genetista japonês KIHARA. Nos seus trabalhos, como nos de todos que se têm aproximado do problema, se reconhece que os trigos tetraploides têm dois genómios, um *A* que é o mesmo que existe no *Triticum monococcum*, ou melhor, duma maneira geral, nos trigos diploides, e outro *B* que será próprio das espécies dos trigos tetraploides.

Verificou-se contudo (KIHARA e LILIENFELD, 1934, KOSTOFF, 1935, a, 1936, a b) que o *Triticum Timopheevi* tem um comportamento diferente, distinguindo-se nele como já dissemos um genómio diverso do B.

Em cruzamentos vários, em que entrou *T. Timopheevi*, KIHARA e LILIENFELD (1934) verificaram que um dos genómios é semelhante ao do *Triticum aegilopoides* — sete dos seus cromosomas emparelham-se com os sete do *aegilopoides* — e que o outro genómio é diferente do que lhe deveria corresponder nas espécies *Triticum pyramidale, dicoccum* e *persicum*. Propuzeram assim que se denominasse êsse genómio *G*, embora não pudessem averiguar as relações que tem êste genómio com o *C* dos trigos hexaploides. KOSTOFF (1937) teve porém a sorte de efectuar com êxito cruzamentos entre

trigos das espécies *vulgare* e *Timopheevi*. Poude por isso demonstrar que o genómio característico desta espécie nada tem que ver com o genómio *C* dos trigos hexaploides.

Por outro lado o estudo citológico do hibrido *Thimopheevi* × × *durum*, executado por KOSTOFF (1937) deu mais alguns elementos que ajudam a compreender a natureza dêsse genómio particular. Formam-se com freqüência nêste hibrido 9 bivalentes, mas chegam a observar-se 11 e 12. Ainda conseguiu observar células com plurivalentes. Além disso o mesmo autor encontrou formação maior de bivalentes, nos híbridos entre *Timopheevi* e *persicum*, que nos daquele com *durum*. Ainda a confirmar maior relações entre aquelas duas espécies poude verificar que a freqüência de quiasmata era maior na F_1 daqueles híbridos, que nas dos híbridos *Timopheevi* × × *durum*.

Por êstes resultados KOSTOFF é de opinião que um genómio do *Triticum Timopheevi* é homólogo, senão completamente, pelo menos pràticamente do genómio A do *Triticum monococcum*. Outro genómio é parcialmente homólogo do B do *Triticum persicum*. Uma vez que alguns dos seus cromosomas se emparelham com os dos genómios B dos tetraploides crê que não é completamente diferente dele, como julgam KIHARA e LILIENFELD. Por êsse motivo discorda da sua representação pela letra *G* e propõe em sua substituïção a letra β. Assim a representação do *Triticum Timopheevi* seria AA ββ.

Também KIHARA e LILIENFELD, analisando êsse genómio do *Timopheevi* disseram que êle era diferente dos genómios *C, D, E, F, T* e outros genómios do *Aegilops*. Ainda KOSTOFF mostrou que era diferente do *V* da *Haynaldia villosa*. E já se sabia pelos trabalhos de von BERG (1934) que o genómio da *Haynaldia villosa* era diferente do *B* do *Triticum turgidum*.

Àcêrca das relações dos trigos com *Agropyrum*, publicou-se em 1937 uma obra, com a colaboração de vários cientistas russos, em que VAKAR descrevia a parte citológica de híbridos de *durum* × *Agropyrum elongatum*. Segundo êle formam-se 14 bivalentes deixando 21 univalentes. Em certas combinações parecem formar-se 21_{II} e 7_{I} como resultado da autosindese. Os cruzamentos de trigo com *Agropyrum glaucum* mostram que êste têm dois genóminos do *T. vulgare* e um do *T. durum*.

Por outro lado há diferenças genéticas profundas entre o *Tri-*

ticum Timopheevi e as outras espécies. Em cruzamentos *T. persicum* × *T. Timopheevi*, por exemplo, KIHARA mostrou (1937), por análises efectuadas até à F_5, a existência dum gene para folhagem amarelada clorótica, a que chamou *yellow* (y), e dois genes albinos (a1 e a2) que se herdam independentemente.

Esta ideia dos genes tem de ser confrontada com o aparecimento, relativamente freqüente, de plantas albinas, mesmo entre indivíduos da mesma espécie, como tem sido estudado em vários cereais. Sem dúvida êste albinismo é uma condição letal ou semiletal. E uma vez que a genética da Drosophila tem mostrado que os letais são por via de regra deficiências cromosómicas, parece lógico acreditar que talvez alguns dêsses supostos genes não sejam outra coisa senão deficiências. É claro que a questão pôr-se-ia agora de outra forma. As espécies diferentes, como a *persicum* e *Timopheevi*, originaram indivíduos com deficiências.

Porque razão se originariam essas deficiências, era a pergunta que então ocorreria. É sabido que uma inversão pode dar origem a duplicações e a deficiências. ¿Não se poderá acreditar assim que as inversões são a base da diferenciação específica dêsses trigos, e que no fundo êles não diferem de constituïção genética senão na arrumação dos seus blocos de genes?

Se as coisas se passassem dêste modo, ao estudar-se a marcha duma espécie, através do globo, na sua dispersão, haveria que contar-se com o aparecimento súbito, explosivo, de formas completamente diferentes, só pelo aparecimento de inversões. Os casos estudados da *Datura stramonium* e a extraordinária freqüência de inversões nas espécies de *Drosophila* parecem dar uma demonstração da veracidade da doutrina.

É de facto sabido que os alopoliploides, produzidos artificialmente, através de cruzamentos das várias espécies de trigos ou de géneros afins, apresentam aspectos muito irregulares nas divisões meióticas. Com êste procedimento são altamente estéreis. Já KIHARA e KATAYMA se referiram em 1931 a que o seu *Aegilotricum* mostrava com freqüência 2 univalentes na primeira divisão, havendo assim formação de gametas com 20 e 22 cromosomas, além dos gametas normais.

O número dêstes univalentes é por vezes ainda maior. Por exemplo, no *Secalotricum* estudado por LEWITSKY e BENETZKAIA (1931) êle andava por 2-6.

As razões dêste comportamento anormal foram investigadas por KIHARA e NISHIYAMA (1937), em cruzamentos de *Triticum polonicum* × *Haynaldia villosa*, cuja F_1 foi depois recruzada com *T. polonicum*, *T. dicoccum* e *T. spelta*. É curioso referir que as células mãis de pólen da F_1 apresentam além de univalentes pontes anafásicas que se mantêm nas telofases e se rompem depois. Além dêstes aspectos notam-se freqüentemente micronúcleos, os quais, segundo KIHARA e LILIENFELD (1936), não mostram qualquer indicação de mitose e se eliminam posteriormente.

É curioso que ainda ninguém tenha relacionado, pelo menos no nosso conhecimento, aspectos como estes, principalmente as pontes anafásicas, que poderão testemunhar na maioria das circunstâncias a existência de inversões, com certos comportamentos extranhos de determinados caracteres hereditários do trigo.

A formação de complexos cromosómicos foi interpretada por KIHARA e NISHIYAMA (1937), duma maneira singela.

Dois cromosomas dos genómios A e B são parcialmente homólogos na parte mediana. Dando-se crossing-over podem formar-se cromosomos como os a'_1 e b'_1, conforme se representa a seguir:

a_1	b_1
XXXXXOOOOOBBBBBB	YYYYYYOOOOOJJJJJJ
XXXXXOOOOOJJJJJJ	YYYYYYOOOOOBBBBBB
a'_1	b'_1

É evidente que assim se poderão formar tetravalentes.

Segundo KOSTOFF (1937) a formação de novos tipos de cromosomas, nos híbridos inter-específicos, obtidos através dêste processo, deve ter um importante significado filogenético. E isto tanto à custa de recombinações de genes como de efeitos de posição. Observou na meiose da F_1 dum cruzamento

vulgare × *monococcum* × *vulgare*
(2n = 42) (normal)

freqüentes quadrivalentes. Isto foi interpretado pela mesma hipótese do *crossing-over*, entre dois cromosomas, parcialmente homólogos, obviamente dos genómios B e C. Por êste facto a enorme variedade de formas, obtidas após cruzamentos destas espécies com as dos vários géneros afins, pode explicar-se não só pela recombinação

de genes mas pelo *crossing-over* entre partes de cromosomas em que há homologia em certas zonas restritas.

Entremos agora na discussão dos elementos colhidos através das nossas medições. Aparte os resultados da espécie *Triticum durum*, que apresentam grande variabilidade parece que nas restantes espécies êles têm notável constância.

Antes de mais nada dever-se-ia esperar certa semelhança dos ideogramas *durum* e *turgidum* e *durum* com o *orientale*, a ajuizar pelos elementos obtidos pelos genetistas dedicados aos problemas da botânica geográfica e suas conseqüências filogenéticas. Ora o que é facto é que se não descortina essa semelhança. Poderá supôr-se que o ideograma escolhido para *durum* não represente bem a expressão dos tipos *durum* mais afins duma e outra espécies; mas escolheu-se um ideograma que de certa maneira traduzia um tipo médio. E o que se vê é que, enquanto no *durum* se observam três cromosomas, com relações interbraquiais iguais ou superiores a 2:1, no *turgidum* e *orientale* se vê apenas um. Também, para os cromosomas das constrições secundárias, se não nota qualquer afinidade.

Por outro lado, deveria encontrar-se, pelo menos assim o esperávamos, uma certa semelhança entre os ideogramas do *Triticum Timopheevi* e *Triticum dicoccoides*. Ora enquanto no primeiro há 3 cromosomas, cuja relação interbraquial é superior a 2:1, no segundo há apenas um.

Era crível supôr, conforme já aludimos, que as relações interbraquiais de 1:1 fôssem características das formas mais remotas. Por êsse critério o *T. durum*, pelo menos no ideograma apresentado, e o *T. Timopheevi* seriam duas das formas que haviam experimentada maior transformações. Esta conclusão não parece ajustar-se ao que se sabe das relações entre os vários trigos.

Outro facto curioso é que não parece fácil determinar, entre os 14 cromosomas dos trigos tetraploides, quais são os 7 que pertencem aos trigos diploides, por outras palavras, aqueles que constituem o genómio *A*. Seguramente, os genómios são hoje muito diferentes. Quere isto dizer, que é muito possível, mesmo que se realizasse o objectivo de KATAYMA, a que atrás nos referimos, que uma planta haploide AB criasse a partir dum tetraploide AABB formas

diploides AA e BB estas se não parecessem com as espécies diploides originárias.

A análise isolada dos tipos de cromosomas, conduzindo à elaboração de ideogramas correctos dos trigos tetraploides, não parece assim que possa dar elementos seguros que esclareçam ou orientem a filogenia. Seria preciso antes obter indicações sôbre o recheio génico dêsses cromosomas, ou determinar um método que permitisse analisar as inversões ou rearranjos cromosómicos que se apresentam nas várias espécies.

Qualquer dêstes trabalhos, porém, não parece fácil por enquanto. O número de genes, com que se poderá trabalhar nos trigos tetraploides, não é suficientemente numeroso; e, o que é pior, conhecem-se ainda insuficientes exemplos de ligamento factorial. Para seguir esta via, parece que se deveria antes intensificar a produção de mutantes, com recurso aos raios X, e depois ir tentando laboriosamente localisar os genes que assim se fôssem revelando, criando para as espécies dos trigos tetraploides uma verdadeira cartografia cromosómica.

Quanto ao método da determinação de inversões não está ainda definido, ou pelo menos não se encontrou um método suficientemente rigoroso.

Não há dúvida porém que essas inversões existem. Os nossos resultados provam-no na observação de pontes anafásicas em híbridos de F_1 de vários tetraploides.

Claro que as pontes anafásicas, devendo ser interpretadas como resultantes de inversões cromosómicas, têm de se responsabilisar pela impossibilidade de «crossing-over» nas zonas afectadas por tais inversões nos híbridos interespecíficos. A semelhante conclusão chegou de facto PHILP (1938) quando estudou determinadas formas aberrantes de aveias poliploides.

Parece-nos que a existência de inversões no trigo, evidenciada através dessas pontes anafásicas, tem alto significado, tanto para a compreensão de comportamento genético de certos caracteres, como para facilitar a aproximação ao problema filogenético do género *Triticum*.

Realizando-se em alguns híbridos interespecíficos, pontes anafásicas, hão-de dar-se fatalmente roturas cromosómicas, com libertação de fragmentos, e novas fusões. Quere dizer que, por êste processo, não só se poderão perder blocos de genes, como se poderão

formar novas seriações génicas, criando *«efeitos de posição»* os mais diversos. A formação de espeltoides, por exemplo, nos trigos hexaploides, bem como a formação de trigos com grande aderência de glumas e glumelas nos tetraploides, pode ser explicada com tôda a lógica por êste efeito, conforme foi referido por CÂMARA (1936).

Da mesma maneira o fenómeno conhecido pelo termo de «shift» que se tem traduzido no nosso laboratório por «escamoteação», poderá ser justificado de maneira idêntica.

Como se sabe nos cruzamentos de trigos tetraploides, BIFFEN mostrou (1916) que no cruzamento de *polonicum* branco com *turgidum* escuro, a F_1 era branca, quási tão branca como o genitor branco *polonicum* e que tôdas as plantas das gerações seguintes, até à F_6, eram da mesma coloração. Também CAPORN (1918) e ENGLEDOW (1920, 1923) estudaram outro caso do desaparecimento dum caracter, então do caracter «gluma longa», num cruzamento entre *polonicum* e *durum*. Ainda o mesmo fenómeno foi estudado por VAVILOV e JAKUSHKYNA (1925) num cruzamento de *persicum* × *durum*.

PHILIPTSCHENKO (1927) referiu-se a outro caso de desaparecimento temporário dum caracter, em cruzamento de *Triticum vulgare*, o que o levou a supôr que o fenómeno atrás citado, que ENGLEDOW classificara de «shift», não era outra cousa senão conseqüencia dum elevado número de factores modificadores que deveriam coexistír para provocar um dado caracter. A essa mesma conclusão chegava MARQUES DE ALMEIDA (1937) depois de analisar um cruzamento de *polonicum* × *dicoccum*. Por êstes critérios só quando houvesse populações muito numerosas se poderia recobrar o caracter.

DARLINGTON explicou o fenómeno pela autosindésis (1928). MALINOWSKI (1926), por sua vez, justificou-o, afirmando, para o caso do híbrido *polonicum* × *durum*, que o primeiro diferia em dois cromosomas A e B, cromosomas que se chamariam no segundo trigo *a* e *b;* acrescentava que existiria um mecanismo de ligação em que os cromosomas A e B seriam arrastados sempre para o mesmo polo. Quere dizer que na F_1 *A* ficaria associado a *b* e *a* a *B*, e assim formar-se-iam sempre gametas *Ab* e *aB*. É claro que se *A* regulasse o comprimento da gluma e *B* uma pequena diferença apenas no alongamento dessa gluma, a F_2 teria *Ab* com glumas mais curtas que o genitor *polonicum* e *ab* com glumas mais compridas que o genitor *durum*. Com razão comentava WATKINS (1930) que para aceitar esta hipótese não era preciso formular qualquer princípio de

conexão ignorado, existente entre os cromosomas: bastaria ver dois genes ligados num único cromosoma e conceber, um *crossing-over* para realisar a combinação Ab.

Quer-nos parecer que sob o termo genérico de *shift* se têm incluído casos que tal nome não deveriam receber, como êsses em que o caracter desaparecido é recobrado quando o material é muito vasto, passadas algumas gerações, e onde, como plausìvelmente referiu PHILIPTSCHENKO, se deu a possibilidade de se encontrar a combinação factorial procurada, dos numerosos factores modificadores que intervinham na expressão dêsse caracter. Os casos, porém que devem merecer atenção são os outros, como o citado por BIFFEN, que ao cabo da 6.ª geração, ainda o caracter escuro, que deveria ser dominante não aparecia. Com efeito tais casos deixam perplexos os triticistas que os têm verificado.

Sucede que em híbridos da F_1 de espécies, que têm apresentado tais anomalias, se podem observar pontes anafásicas, que são como é sabido demonstrativas de existirem inversões cromosómicas. Claro que estas pontes, ao romperem-se, deverão produzir fragmentos e que êstes se forem privados de centromera se perderão nas subseqüentes gerações celulares. Que se produzem de facto fragmentos isso tem sido provado, e até há pouco tempo o foi demonstrado, neste nosso Laboratório, por PAIS DE AZEVEDO (1937). Não é arriscado portanto conceber que sempre existam inversões cromosómicas, nas espécies envolvidas num cruzamento, se assistirá a um fenómeno de fragmentação, com as suas ulteriores conseqüências, tanto da perda de blocos de genes como da formação de novos rearranjos cromosómicos. Parece assim evidente que a perda dêsses genes pode arrastar um híbrido a nunca mais revelar certos caracteres, exactamente como sucedeu nos exemplos atrás citados.

Têm-se observado, repetidas vezes, trigos, em que faltam cromosomas ou parte deles. Já em 1924, KIHARA dava conta dum híbrido *polonicum* × *spelta* que na sua quarta geração apresentou duas plantas que se reproduziam com facilidade com 20 cromosomas apenas. E era curioso que essas duas plantas se distinguiam fàcilmente das normais, pois uma era anã e outra semi-anã.

Ainda como confirmação do que acabámos de dizer, há a descoberta de LOVE (1938) que os trigos de glumas e glumelas brancas, obtidos a partir das formas ruivas, são homozigóticos para uma

deficiência num braço dum dos cromosomas. O mesmo autor referiu-se a cruzamentos entre as espécies *vulgare* e *durum* (1939) que acabavam por dar, nas gerações ulteriores, quinta e sétima, tipos de *vulgare* com deficiências para quatro cromosomas.

A existência de inversões é também razão da heterosis ser tão marcada nos híbridos da F_1 de tetraploides. Como muito bem discutiram STURTEVANT e MATHER (1938) o estabelecimento duma inversão dum cromosoma, numa população, conduz a duas linhas de descendência, visto que se impossibilita o «crossing-over» na zona afectada pela inversão. Isto conduz evidentemente a uma diferenciação na composição génica das estirpes. Como a maioria das mutações é de caracteres deletérios recessivos, o híbrido que combinar as constituïções génicas das duas linhas mostrará hétérosis e passará desde então a ser favorecido pela selecção natural.

O que se acabou de referir deixa-nos entrever como poderia ter ocorrido a evolução. Formas houve que experimentaram inversões. Por elas criaram-se linhas particulares, que se foram diferenciando à custa de mutações génicas ou mesmo de «efeitos de posição». Por fim, postas em contacto, cruzaram-se naturalmente, despertando combinações, cujo coeficiente de sobrevivência era tal que essas formas híbridas deslocaram as outras, vencendo-as na concorrência da selecção natural.

SUMÁRIO

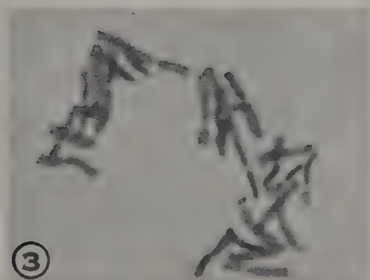
Mediram-se, recorrendo aos processos usados no nosso laboratório, os cromosomas mitóticos das espécies de trigos tetraploides *Triticum dicoccoides, Timopheevi, dicoccum, persicum, orientale, durum, turgidum* e *polonicum*. Os resultados encontram-se referidos na tabela I. As figuras 1 a 15 e as fotografias 1 a 11 e 14 mostram algumas das placas de metafase que foram medidas.

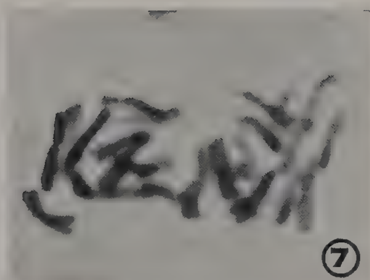
Dedicou-se particular atenção à determinação dos cromosomas SAT. Destes notou-se que um dispunha duma constrição secundária subterminal, a qual em certas fixações faz lembrar tratar-se dum satélite.

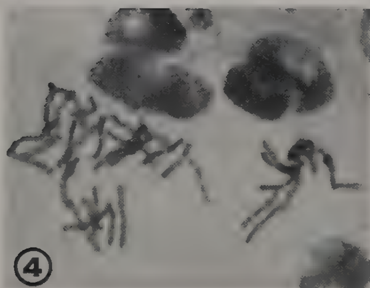
Verificou-se pelas medidas dos cromosomas, as quais se encontram agrupadas nos quadros I, II e III, que não é fácil compreender as relações existentes entre as várias espécies pelas dimensões dos cromosomas. Parece-nos que, pela medição de cromosomas mitó-

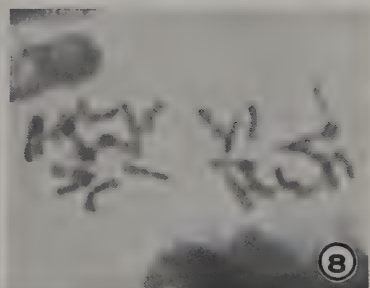

1

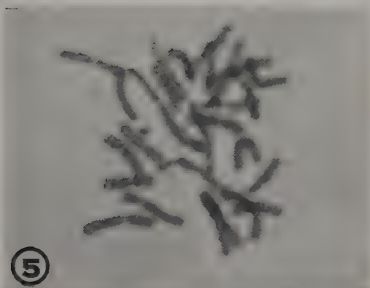

2

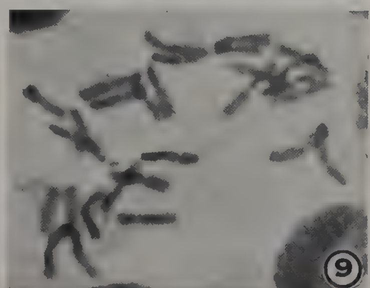

3

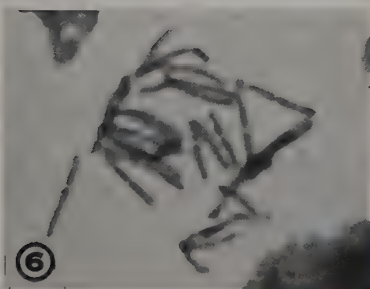

7

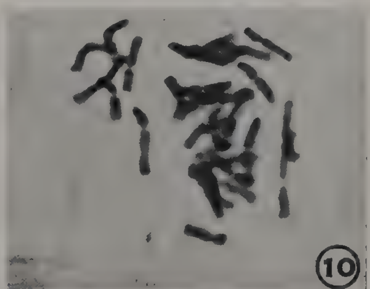

4

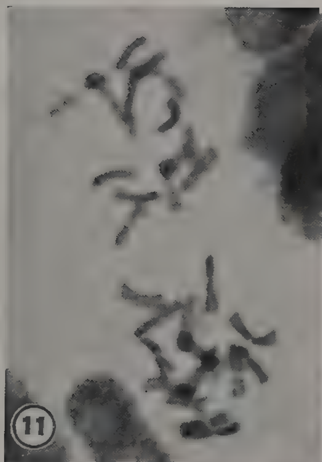

8

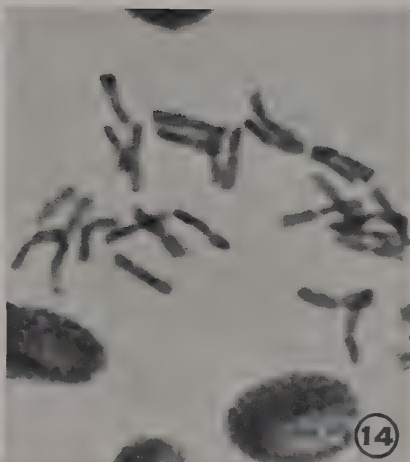

5

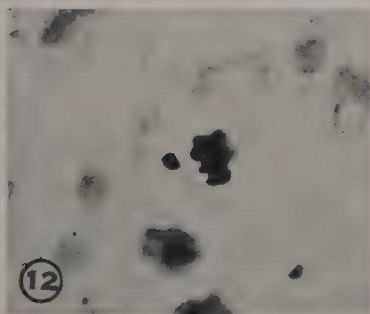

9

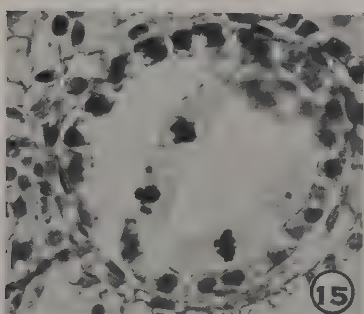

6

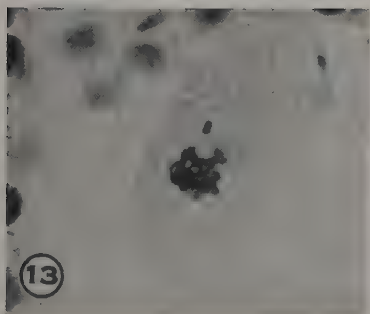

10

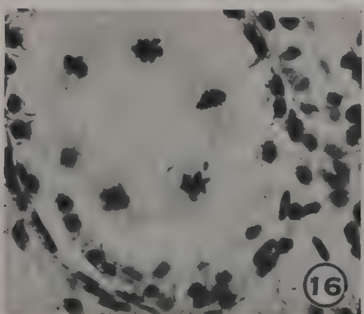

11


14


12


15


13


16

ticos, se não pode chegar a conclusões sôbre a filogenia do género *Triticum*.

Estudou-se seguidamente a meiose de linhas puras e de formas híbridas, dentro da mesma espécie e entre espécies diversas. Analizaram-se principalmente todos os arranjos que podiam traduzir a existência de rearranjos cromosómicos. Encontraram-se pontes anafásicas o que levou a acreditar que êsses cromosomas apresentavam inversões. Essas inversões foram discutidas depois, pelas conseqüências que poderão ter no comportamento hereditário de certos caracteres e em certos aspectos da genética dos trigos.

Finalmente, analizando-se a filogenia do género, acreditou-se que os trigos tetraploides pudessem diferenciar as suas espécies, quer por rearranjos cromosómicos, provocados naturalmente por inversões, as quais originariam deficiências, duplicações e translocações, quer por genovariações, quer pelo mecanismo de «crossing-over» operado em zonas em que os cromosomas fôssem parçialmente homólogos.

SUMMARY

Mitotic chromosomes of the following tetraploid wheats *Triticum dicoccoides, Timopheevi, dicoccum, persicum, orientale, durum, turgidum* and *polonicum* were measured by the methods adopted in our laboratory. The results are displayed in Table I. Figures 1 to 15 and photographs 1 to 11 and 14 show some of the metaphase plates that were measured.

Special attention was paid to the determination of the SAT chromosomes. Among them one was found possessing a subterminal secondary constriction, which resembles a satellite in certain fixations.

By the measures of the chromosomes, which are shown in Tables I, II and III, one realizes that it is not easy to understand the relations existing between the different species by the dimensions of the chromosomes. It appears that it cannot reach any conclusion about the philogeny of the genus *Triticum* by the measurement of the mitotic chromosomes.

Subsequently studies were carried out on the meiosis of pures lines and of intra- and inter-specific hybrids. All arrangements that could infer the existence of chromosomic re-arrangements were more carefully analysed. Anaphasic bridges were found, thus

suggesting that those chromosomes had suffered inversions. These inversions were discussed by the consequences they may have on the hereditary behaviour of certain characters and on some aspects of the genetics of wheats.

Finally, by the analysis of the phylogeny of the genus, the writers believe that tetraploid wheats might be able to differentiate their species either by the chromosomic re-arrangements naturally induced by inversions which would originate deficiencies, duplications and translocations, or by point mutations or yet by the mechanism of crossing-over efected in zones in which the chromosomes were partially homologous.

BIBLIOGRAFIA

ALMEIDA, J. M.
1938 Um caso de escamoteação num cruzamento *dicoccum* × *polonicum*. *Rev. Agronómica* **25.** 38-55.

AZEVEDO, J. P.
1938 Estudo citológico dum híbrido *T. dicoccum* × *T. polonicum*. *Rev. Agronómica* **26.** 209-229.

BERG, K. H. VON
1934 Cytologische Untersuchungen an *Triticum turgidovillosum* und seinen Eltern. *Zeits. ind. Abst. Vererb.* **67.** 342-373.

BHATIA, G. S.
1938 Cytology and genetics of some Indian wheats. *Journ. Gen.* **35.** 321-350.

BIFFEN, R. H.
1916 The suppression of caracters on crossing. *Jour. Gen.*, **5.** 225-228.

CAMARA, A. S.
1934 Um estudo citológico do *T. monococcum*. *An. Inst. Sup. Agron.* **6.** 5-36.
1936 Notas sôbre espeltoides. *Rev. Agronomica* **24.** 301-318.

CAPORN, A. S. C.
1918 On a case of permanent variation in glume-legth of extracted parental types and the inheritance of purple colour in the grains of *T. polonicum* × *T. Eloboni*. *Jour. Gen.* **7.** 259-280.

DARLINGTON, C. D.
1931 The analysis of Chromosome Pairing in *Triticum* Hybrids. *Rep. Int. Jour. Cyt.* **3.** 21-25.

ENGLEDOW, F. L.
1920 The inheritance of glume length and grain length in a wheat cross. *Jour. Gen.* **10.** 109-134.

FLAKSBERGER, K.
1928 The emmers (*Triticum dicoccum*, Schrnk) of Ancient Egypt and modern times. *Bull. App. Bot. Genet. Plant. Breed.* **19.** 497-518.

GREBENNIKOV, P. E.
1935 Main outlines of the work on the breeding and genetics of wheat and barley. *Proc. Agric. Inst. Krasnodar-Saratov.* **1.** 3-58.

JAKUBZINER, M.
1932 V. Contribuition to the knowledge of wild wheat in Transcaucasia. *Bull. Appl. Bot. Genet. Plant. Breed.* **5.** 147-198.

HAYES, H. K. and STAKMAN, E. C.
1922 Wheat stem rust from the staindpoint of plant breeding. Proc. 2nd. Ann. Mtg. Canad. Soc. Agron. 997-1012.

HYNES, H. J.
1926 Studies on the reaction to stem rust in a cross between Federation wheat and Khapli Emmers with notes on the fertility of the hybrid types. Phytopathology **16:** 800-827.

KADAM, B. S. and KARNI. R. K.
1938 Genetic improvement of wheat in Bombay I Banspalli-808. *Agric. Live.-S tk India* **8.** 376-387.

KAGAWA, F.
1927, a. The comparison of chromosomes among different species in *Triticum*. *Proc. Imp. Acad.* **3.** 304-306.
b. Cytological studies on *Triticum* and *Aegilops*. *La Celule* **37.**
1928 Cytological studies on *Triticum* and *Aegilops* II. *Jap. Jour. Bot.* **4.** 1-26.
1929, a. In the phylogeny of some cereals and related plants, as considered from the size and shape of chromosomes. *Jap. Jor. Bot.* **4.** 363-383.
b. A study on the phylogeny of some species in *Triticum* and *Aegilops*, based upon the comparison of chromosomes. *Jour. Coll. Agr. Imp. Univ. Tokio* **10.** 172-228.

KATAYAMA, Y.
1934 Haploid formation by X-rays in *Triticum monococcum*. *Cytologia* **5.** 235-237.
1935 Karyological comparisons of haploid plants from octoploid *Aegilotricum* and diploid wheat. *Jap. Jour. Bot.* **7.** 349-380.
1938 Progenies of some intergeneric hybrids among *Aegilops*, *Triticum* and *Aegilotricum*. *Jap. Jour. Bot.* **9.** 335-351.

KATTERMANN, G.
1932 Genetische Beobachtungen und zytologische Untersuchungen an der Nachkommenschaft einer Gattungskreuzung. II. Zytologische Untersuchungen. *Zeits. ind. Abst. Vererb.* **60**. 395-466.
1934 Die Zytologischen Verhältnisse einiger Weizenroggenbastarde und ihrer Nachkommenshaft («F_2»). *Der Züchter* **6.** 97-107.
1935, a. Die Chromosomenverhältnisse bei Weizenroggenbastarden der zweiten Generation mit bensonderer Berücksichtigung der Homologiebeziehungen. *Zeits. ind. Abst. Vererb.* **70.** 265-308.
b. Die Paarungsintensität der Chromosomen bei Weizenroggenbastarden zweiter Generation in Vergleich zum Weizenelter. *Planta* **24.** 66-77.

KIHARA, H.
1919 Über Zitologische Studien bei einigen Getreidearten. I. *Bot. Mag. Tokio* **82.** 17-38.

KIHARA, H.

1924 Cytologische und genetiche Studien bei wichtigen Getreidearten mit besonderer Rücksicht auf das Ferhalten der Chromosomen und die Sterilität in den Bastarden. *Mem. Coll. Sci., Kyoto Imp, Univ.* **1.** 1-200.

1929 Conjugation of homologous chromosomes in the Genus hybrids *Triticum* × *Aegilops* and species hybrids of *Aegilops*. *Cytologia*. **1.** 1-15.

1930, a. Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. *Cytologia* **1.** 263-283.

b. Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. II. *Aegilotricum* und *Aegilops cilindrica*. *Cytologia* **2.** 106-156.

1931 Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. III — Kihara und Katayama — Zur Entstehugsweise eines neuen Konstanten oktoploiden *Aegilotricum*. *Cytologia* **2.** 234-255.

1932 Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. *Int. Zeit zyt.* **3.** 384-456.

1935 Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. *Cytologia* **6.** 195-216.

1937, a. Genetic Studies on the chlorophyll defective segregates arising from Interspecific hibrids. I. *Triticum persicum* × *Triticum Timopheevi*. *Bot. Mag. Tokio* **51.** 584-589.

b. Genomanalise bei *Triticum* und *Aegilops*. VII. Kurze übersicht über die ergebnisse der Jahre 1934-36. *Memoirs Coll. Agric. Kyoto*. **41.** 1-61.

KIHARA, H. and LILIENFELD F.

1932 Untersuchungen an *Aegilops* × *Triticum* und *Aegilops* × *Aegilops* Bastarden. *Cytologia* **3.** 384-456.

KIHARA, H. and NISHIAMA, I.

1928 New aspects of chromosome behaviour in pollen mother cells of tri-, tetra- and pentaploid wheat hybrids. *Bot. Mag. Tokio* **62.** 221-231.

1930 Genomaffinitäten in tri-, tetra-, und pentaploid weizenbastarden. *Cytologia* **1.** 270-284.

1937 Possibility of crossing-over between semihomologous chromosomes from two different genoms. *Cytologia, Fujii Jubil. Vol.* 654-666.

KOSTOFF, D.

1935, a. Studies on polyploid plants. XI. Amphidiploid *Triticum Timopheevi* Zhuk × *T. monococcum* L. *Zeit. Zücht R. A.* **21.** 41-45.

b. Studies on polyploid plants. V. Fertile *Triticum* Vulgare — *monococcum* hybrids. *Compt. Rend. Acad. Sci. (Rus.)* Vol. 1. 2-3. 155-159.

1936, a. Studies on polyploid plants. Polyploid forms in *Triticum* experimentally produced. *Bull. Acad. Sci. Ser. Biol. (Rus)*. **1** : 5-22.

b. The genoms of *Triticum Timopheevi* Zhuk. *Secale cerale* L. and *Haynaldia villosa* Schr. *Zeit. ind. Abst. Vererb.* **72.** 115-118.

1937, a. Cytological studies on certain progenies of the hybrid *Triticum Timopheevi* × *Triticum persicum*. *Cytologia. Fujii Jubil.* Vol. 262-277.

b. Chromosome behaviour in *Triticum* Hybrids and allied genera. I. Interspecific hybrids with *Triticum Timopheevi* Zhuk. *Bull. Inst. Genetics. Acad. Sci. (Rus.)* 11.

c. Formation of a quadrivalent group in a hybrid between *Triticum vulgare* and a *T. vulgare* extracted derivative. *Curr. Sci.* **5.** 537.

1938 *Triticum Timococcum*, the most immune wheat experimentally produced. *Chron. Bot.* **4.** 213-214.

KUCUMOV, P. V.
1937 The principles of choice of pairs, and work with the first generation of spring wheat at the Kharkov Station. *Sellektsija i Semenovodstro* **12.** 11-14.
1938 Breeding spring wheat at the Kharkov Station. *Sellektsija i Semenovodstro* **5.** 35-38.

LEWITSKY G. A. & BENETSKAIA G. K.
1931 Cytology of the wheat — rye amphidiploids. *Bull. Appl. Bot. Genet.* and *Plant Breed.* **27.** 241-261.

LOVE, R. M.
1938 A cytogenetic study of white chaff off-types occurring spontaneously in Dawson's Golden Chaff winter wheat. *Genetics* **23.**
1939 Cytogenetics of *vulgare-like* derivatíves of pentaploid wheat crosses. *Genetics* **24.** 92.

MALINOWSKI, E.
1927 «Linkage phenomena in Wheat». *Jour. Gen.* **17.** 157-185.

ORLOV, A. A.
1922 The geographical centre of origin and the area of Durum wheat — *Triticum durum,* Desf. *Bull. Appl. Bot. Genet. and Plant Breed.* **13.**

PERCIVAL, J.
1927 The coleoptile bundles of Indo-Abyssinian Emmer Wheat (*Triticum dicoccum,* Schübl.). *An. Bot.* **12.** 101-105.

PHILP, J.
1938 Aberrant leaf width in polyploid oats. *Jour. Gen.* **36** (3) 405-429.

PHILIPTSCHENKO, J.
1927 On the absorbing influence of crossing. *Bull. Appl. Bot. Genet. and Plant Breed.* **5.** 1-24.

PUTTICK, G. F.
1921 The reaction of the F_2 generation of a cross between a common and a *durum* wheat to two biologic forms of *Puccinia graminis.* Phytopathology **11:** 205-13.

SMITH, L.
1936 Cytogenetic Studies in *Triticum monococcum,* L. and *T. aegilopoides,* Bal. *Univ. Missouri Agr. Expt. St. Res. Bull.* **248.** 1-39.

STOLETOVA, E. A.
1924 Emmer — *Triticum dicoccum,* Schrank. An essay on the study of one of the vanishing cultures. *Bull. Appl. Bot. Pl. Breed.* (English summary) **14:** 106-11.

STURTEVANT, A. H. and MATHER, K.
1938 The interrelations of inversions, Hétérosis and recombination. *Amer. Nat.* **72.** 447-452.

THOMPSON, W. P. and THOMPSON, M. G.
1937 Reciprocal chromosomes translocations without semi-sterility. *Cytologia, Fujii Jubil.* Vol. 336-242.

VAKAR
1937 The problem of *Triticum agropyrum* hybrids. *Ogiz — Selkhazgiz — Tritzin (Editor).*

VAVILOV, N. I.

1922, a. A contribution to the classification of soft wheats *Triticum vulgare* Vill. *Bull. App. Bot. and Plant Breed.* **13.** 149-257.

b. The law of homologous series in variation. *Jour. Gen.* **12.** 47-90.

1931 The wheats of Abyssinia and their position in the general system of the Wheats. (Contribution to the konowledge of the 28 chromosome group of cultivated wheats). *Bull. Apll. Bot. Genet. and Plant Breed. Supl.* **51.**

VAVILOV, N. L. and JAKUSHKINA, O. V.

1925 A contribution to the phylogenesis of wheat and the inter-species hybridisation in wheats. *Bull. Appl. Genet. and Plant Breed.* **15.** 100-159.

WATKINS, A. E.

1930 The wheat species: a critique. *Journ. Gen.* **23.** 173-263.

YEFEIKIN, A. K. and VASILYEV, B. I.

1936 Artificial induction of haploid *durum* wheats by pollination with X-rayed pollen. *Bull. Appl. Bot. Genet. and Plant Beed.* **9.** 39-45.

SÔBRE A CARACTERIZAÇÃO DAS ESPÉCIES E HÍBRIDOS DO GÉNERO *VITIS*

UM NOVO MÉTODO AMPELOMÉTRICO

POR *ACÚRCIO RODRIGUES*
(ESTAÇÃO AGRONÓMICA NACIONAL)

DOS processos biométricos aplicados ao estudo da Videira têm sido geralmente usados os de RAVAZ («Port-greffes et Producteurs directs», 1902) que se baseiam nos estudos de GOETHE e de AVERNA SACCA.

Mais recentemente, A. BILLEAU, do Instituto de Investigações Agronómicas da Roménia, construiu um diagrama foliar com fins ampelométricos, mas utilizando os elementos aproveitados por RAVAZ com a vantagem dum maior número de fôlhas estudadas.

Nesses métodos, são considerados como tendo valor na classificação das diferentes *Vitis* os ângulos nervais da fôlha e as relações entre os comprimentos das nervuras (Estampa 1).

Assim, por exemplo, apresenta como características ampelométricas para a *Rupestris du Lot* os seguintes números: 71°, 25° = = 96°, quanto aos ângulos — são considerados simplesmente os ângulos $\alpha + \beta$, γ e $\alpha + \beta + \gamma$, — e 0,95, 0,76, 3,20 nas relações das nervuras; e para a *Riparia de Montpellier* os valores: 98°, 46° = = 144° e 0,89, 0,67 e 0,49, respectivamente.

Ora, para uma caracterização, a mais perfeita, são necessárias com êste método as medições dos ângulos α, β, γ, δ e ε e as relações N_1/N, N_2/N_1 e n/N_2 entre as nervuras, portanto 8 valores diferentes.

Para verificar a sua exactidão, determinámos, para as videiras citadas, os valores do ângulo α, medido na base, entre a nervura principal mediana e a primeira principal lateral, e do ângulo α' que fazem entre si os segmentos de recta que determinam a relação dessas nervuras.

Recebido para publicação em 3 de Novembro de 1939.

Obtivemos, com 100 fôlhas de cada espécie, os seguintes resultados:

para a *Rupestris du Lot*

$$\alpha = 32^\circ\ 08' \pm 00^\circ\ 18'$$
$$\alpha' = 24^\circ\ 30' \pm 00^\circ\ 16'$$

para a *Riparia Gloire de Montpellier*

$$\alpha = 43^\circ\ 49' \pm 00^\circ\ 23'$$
$$\alpha' = 33^\circ\ 39' \pm 00^\circ\ 22'$$

Calculámos seguidamente os valores da correlação entre os dois ângulos em cada uma das espécies, e, assim, encontrámos:

$$r = 0{,}323 \pm 0{,}090$$

na *V. rupestris*, e

$$r = 0{,}383 \pm 0{,}086$$

na *V. riparia*, significantes para os níveis 5 e 1 $^0/_0$, admitindo a «hipótese nula», indicando por conseqüência uma fraca correlação positiva.

Verificou-se ainda que a amplitude da variação do ângulo α' é menor do que a de α, tanto na *V. riparia* como na *V. rupestris*, o que mostra também a maior homogeneidade dêsse ângulo dentro da mesma espécie. Assim, na *Rupestris du Lot*, o ângulo α varia entre 25° 24' e 41° 24', com uma amplitude de 16° 00', e o ângulo α' entre 19° 54' e 31° 09', numa amplitude de 11° 15', e na *Riparia Gloire de Montpelier*, o valôr de α está compreendido entre 35° 15' e 56° 06', com um intervalo de 20° 51', e o de α' entre 23° 49' e 42° 40', numa diferença de 18° 51'.

Parece portanto demonstrar-se que seria mais conveniente a consideração do ângulo α' em substituição de α, se outro método não tivéssemos conseguido, no qual tomamos nota, de resto, do valôr do ângulo.

Determinámos ainda os valôres de correlação entre o ângulo α e a relação das nervuras N_1/N; assim, encontrámos para a *Rupestris du Lot*

$$r = 0{,}103 \pm 0{,}099$$

e para a *Riparia Gloire de Montpellier*

$$r = 0{,}227 \pm 0{,}095$$

o primeiro não significante para os níveis 5 e 1 %, o segundo não significante para o nível 1 %, partindo da «hipótese nula», o que leva a admitir que os valores do ângulo e os da relação das nervuras terão de ser tomados conjunta e independentemente.

Como últimos reparos importantes ao método de RAVAZ, indicaremos a rigidez com que são tomados os diferentes valôres que indica, o não apontamento do ângulo α, sòmente o ângulo $\alpha + \beta$, quando regista a relação N_1/N, e as divergências consideráveis que encontrámos nas relações das nervuras. Assim, na *Rupestris du Lot* encontrámos:

$$N_1/N = 0{,}9354 \pm 0{,}0040$$

enquanto que o indicado por êsse autor é 0,95, e, para a *Riparia Gloire de Montpellier:*

$$N_1/N = 0{,}8176 \pm 0{,}0048$$

quando nos aponta 0,89, tendo-se verificado que ùnicamente 7 % têm êsse ou valor superior ao que indica.

E, comparando os valores que atribui a alguns híbridos *Riparia* × *Rupestris* com os nossos resultados, melhor se vê a inconsistência do método:

Rip. × *Rup.*	101 14	$N_1/N = 0{,}81$
» »	3306	» $= 0{,}87$
» »	3309	» $= 0{,}82$
» »	3310	» $= 0{,}81$

As nossas medições foram feitas em fôlhas normalmente desenvolvidas e no fim do completo desenvolvimento, conforme um estudo do crescimento foliar que estamos realizando, e tomou-se, quando assimétricas, o lado mais desenvolvido.

* * *

São do conhecimento de todos os que se dedicam aos estudos de Ampelografia as diferenças bem marcadas entre a forma duma fôlha de *Vitis Berlandieri* e a de *Vitis cordifolia,* por exemplo.

A nossa vista é sobretudo, e em primeiro lugar, impressionada pela forma.

Ora, é a posição no espaço das extremidades das nervuras nos diferentes lóbulos da fôlha que marca à primeira vista as diferenças mais salientes.

Portanto, se fizermos uma heliografia da fôlha, temos transportado para um plano todos os elementos capazes de efeito análogo, tornando-se por conseqüência necessário estudar as diferenças e procurar a sua representação em números.

Foi por isso que dividimos a fôlha da videira pela nervura principal mediana em duas partes, e em cada uma delas considerámos três triângulos, que denominámos fundamentais (outros ainda poderão ser formados [1]) e que se constroem tomando por vértices a base da nervura principal mediana e a sua extremidade, respectivamente com as extremidades das nervuras principais laterais e a extremidade da primeira ramificação da nervura secundária mais próxima da base da segunda lateral, conforme a Estampa 2.

Dos diferentes valores que podem tomar os ângulos e os lados desses triângulos depende a forma da fôlha; portanto, comparando-os nas diferentes fôlhas, averigüamos das diferenças ou homologias destas.

Êsses triângulos são fundamentais, porque além de ligarem os pontos mais bem vincados, salientes da fôlha, correlacionam os elementos comumente denominados fundamentais.

Assim, a altura do segundo triângulo, tomando a nervura principal mediana por base, é metade da largura da fôlha; no terceiro triângulo o lado AE, projectado sôbre AB, é o maior comprimento da fôlha; o suplemento do ângulo que fazem entre si os outros dois lados define o seio ou chanfro basilar, etc.

Portanto, é pela semelhança dêsses triângulos nas diferentes fôlhas duma mesma videira que elas se nos apresentam sempre de forma idêntica. Propomos, por isso, que sejam aplicados os métodos que agora apresentamos na classificação das videiras americanas e para o esclarecimento da sinonímia das castas europeias,

---

(1) Na *V. vinifera*, principalmente, podem interessar também os triângulos formados unindo os extremos da nervura principal mediana com as maiores reintrâncias das fôlhas, os seios laterais, pela grande diversidade de aspecto que apresentam.

problema de capital interêsse, principalmente nas questões de melhoramento e afinidade, e presentemente na maior confusão.

Iniciámos o nosso estudo com as heliografias de 100 fôlhas de *V. riparia* (var. *Gloire de Montpellier)* e 100 fôlhas de *V. rupestris* (var. *du Lot),* tomadas em estado de completo desenvolvimento.

Tínhamos como fim ensaiar com elas o método apresentado, e verificar das suas possibilidades. Por conseqüência, não nos importámos com o reduzido número e com o facto de serem provenientes de poucas videiras nas mesmas condições de vegetação.

De facto, tendo como fim um estudo de classificação, e para se obterem as primeiras chaves, necessário se torna que analisemos heliografias obtidas dum mesmo clone, mas vegetando em condições diferentes, e além disso que o seu número seja bastante maior.

Para o nosso restrito fim, baseámos sòmente o estudo num dos triângulos fundamentais, o que tem por vértices: a base e extremo da nervura principal mediana e a extremidade da mais próxima nervura principal lateral.

Começamos por medir os lados e os ângulos, fazendo de seguida a compensação dêstes.

Ora, como nos interessava a «forma» e não as dimensões (1) dos triângulos, de resto fáceis de correlacionar com os elementos colhidos, podíamos projectar todos os triângulos tomando um dos lados como constante e verificar da situação do vértice opôsto.

Por isso, nos 200 triângulos cujos elementos medimos, 100 para cada espécie, tomámos o lado que se sobrepõe à nervura principal mediana como constante e igual a 0,30 m., traçámos no papel um segmento de recta com igual comprimento, e com um goniómetro traçámos semirectas fazendo com êsse segmento os diferentes ângulos adjacentes medidos.

Os pontos de cruzamento dessas semirectas duas a duas, e com os ângulos correspondentes, definem no plano o vértice opôsto

(1) Depois de terminado o nosso estudo verificámos que, em especial nos híbridos, é da maior conveniência, com aproveitamento de ulteriores trabalhos, o registo do valor médio do comprimento da nervura principal mediana e seu desvio quadrático, dependente, bem entendido, das condições diferentes de vegetação.

a êsse lado. Assim obtivemos duas nuvens de pontos, 100 em cada, bem definidas e separadas, fig. 1.

Portanto, para a caracterização dos dois conjuntos de pontos era bastante, numa primeira análise, a posição do ponto médio e a forma da curva que limita a região de valor mais provável, bem como a sua área, correlacionada, como é de ver, com a dimensão do lado considerado de comprimento constante.

As diversíssimas causas que podem ter influência na posição do ponto C parece actuarem de igual modo radialmente e nos diferentes sentidos, por isso podemos, pelo menos para os casos estudados, e sem grande êrro e decerto, na generalidade dos outros, já pela disposição dos diferentes pontos à volta dum ponto médio, já pelo conhecimento da forma como as influências externas modificam a posição dêsse ponto, já pelos números que obtivemos e apresentamos, tomar a circunferência como a curva que limita a região mais provável, bastando portanto determinar o centro dêsse círculo e o raio da circunferência que o limita.

Se tomarmos dois eixos coordenados ortogonais, com origem no ponto A, e tendo por eixo das abcissas o lado AB, podemos definir a posição dos diferentes pontos pelas suas coordenadas.

Ora, como num triângulo, os lados são proporcionais aos senos dos ângulos opostos, podemos obter o valor do lado AC pela fórmula:

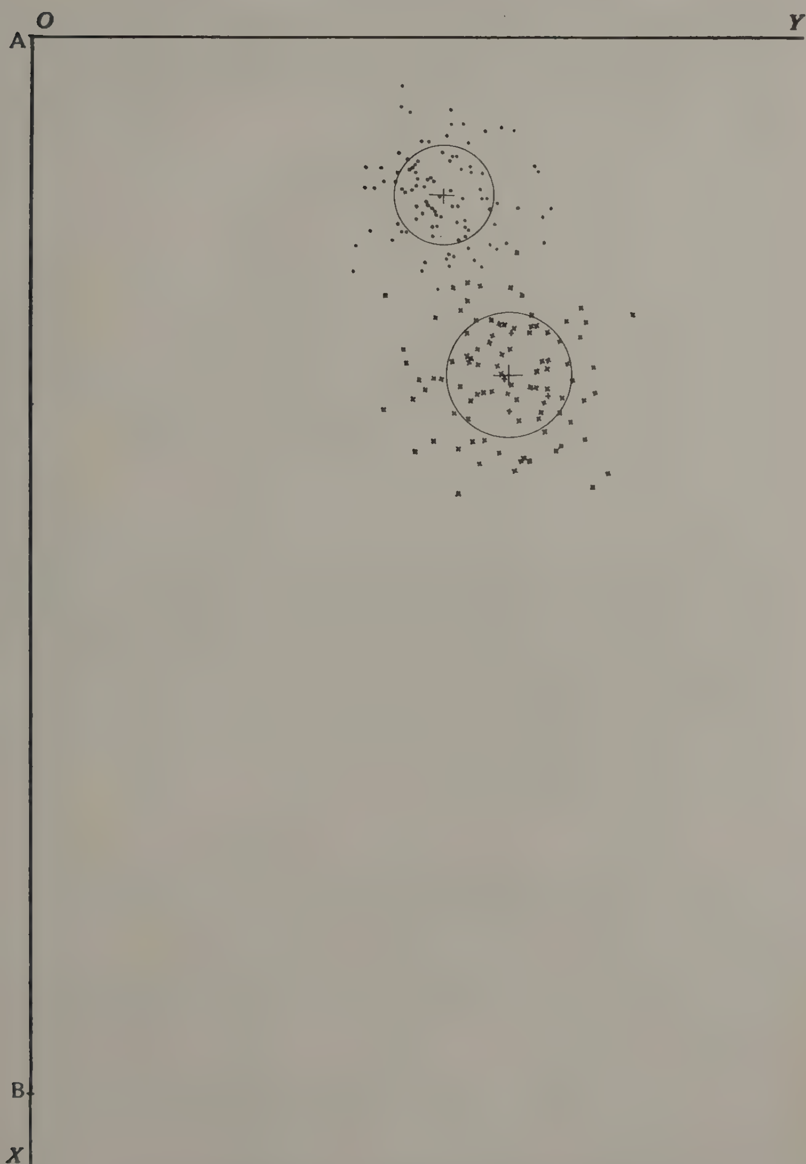
$$b = c \frac{\operatorname{sen} B}{\operatorname{sen} C}$$

Em virtude de considerarmos o lado *c* como constante, podemos, para determinar os diversos valores de *b*, construir uma tabela de dupla entrada em que relacionemos o valor do sen B com o sen C.

Uma vez obtido o lado *b*, e ùnicamente por medições angulares, o que é da maior importância, dada a facilidade com que fizemos a compensação dos êrros cometidos na sua avaliação, as abcissas e ordenadas dos diferentes pontos são calculadas, respectivamente, pelas fórmulas:

$$m = b \cos A$$
$$n = b \operatorname{sen} A$$

Bastando agora determinar o ponto de encontro do valor médio das abcissas com o valor médio das ordenadas para obter-



● *Vitis Rupestris du Lot* × *Vitis Riparia Gloire de Montpellier*

Fig. 1

mos o ponto médio da nuvem de pontos, e calcular o raio da circunferência que envolve a região mais provável.

Encontrámos, como coordenadas do ponto médio, para a *Rupestris du Lot*

$$M\ (0{,}1497,\ 0{,}3861)$$

com um «standard error»

$$\sigma_M = 0{,}0040$$

e para o raio da circunferência que envolve 50 pontos

$$R = 0{,}0550$$

Para a *Riparia Gloire de Montpellier*, determinámos os valores

$$M\ (0{,}4490,\ 0{,}3199)$$
$$\sigma_M = 0{,}0049$$
$$R = 0{,}0667$$

Vemos assim a distinção nítida entre os valores encontrados para as duas espécies, e maiores seriam ainda se tivessemos considerado o triângulo ABE, pois bem marcada é a diferença dos seios basilares entre as duas espécies consideradas, convindo notar que é a análise conjunta dos três triângulos fundamentais que melhor serve à distinção procurada.

Notemos ainda a notável diferença entre os raios dos dois círculos de valor mais provável.

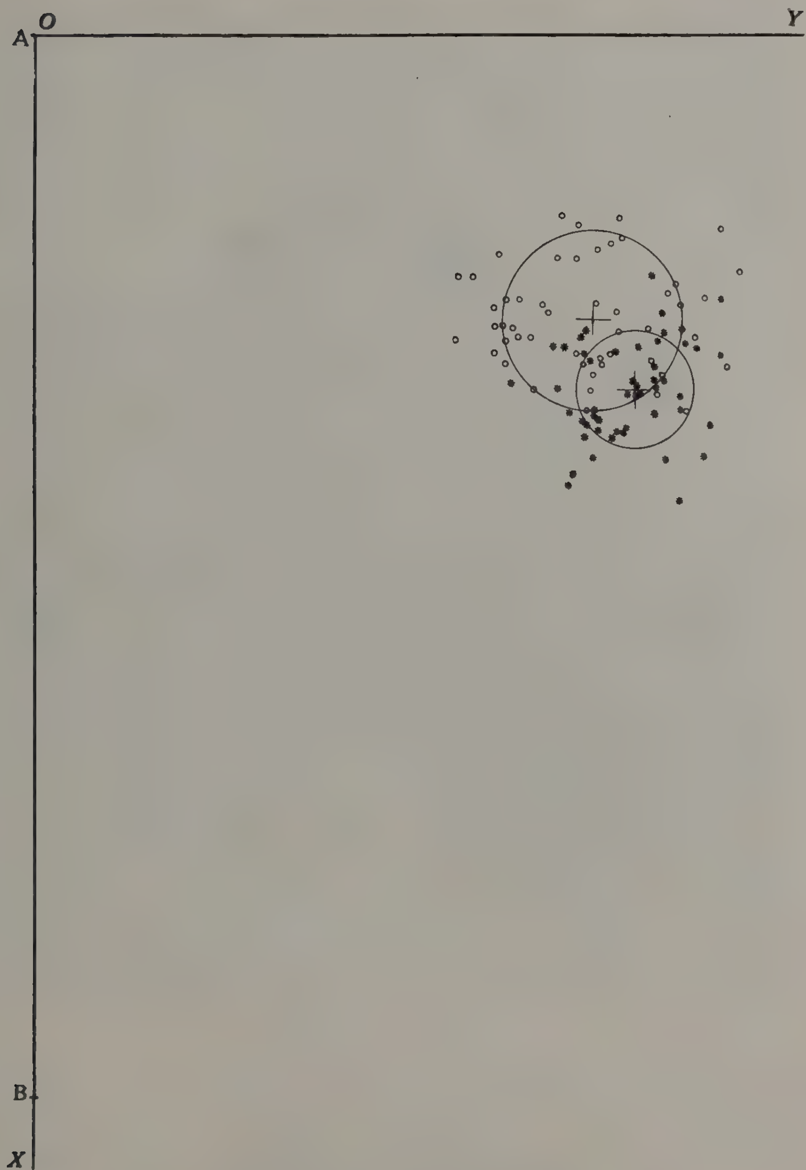
* * *

Aplicámos o mesmo método, e também só para o ponto C, a dois híbridos de *V. riparia* × *V. rupestris: Rip.* × *Rup.* 101$_{14}$ e *Rip.* × *Rup* 3309.

Utilizámos 50 fôlhas de cada, completamente desenvolvidas, fizemos as heliografias e estabelecemos o triângulo considerado no lado de maior superfície.

Como no caso anterior, obtivemos duas núvens distintas, agora de 50 pontos, e com os pontos médios — obtidos geomètricamente — bastante afastados, fig. 2.

Sobrepondo as 4 núvens nas circunferências que limitam o valor mais provável e a totalidade de pontos em cada uma delas, construímos a fig. 3.



o *Rip.* × *Rup.* 101 $_{14}$ • *Rip.* × *Rup.* 3309

Fig. 2

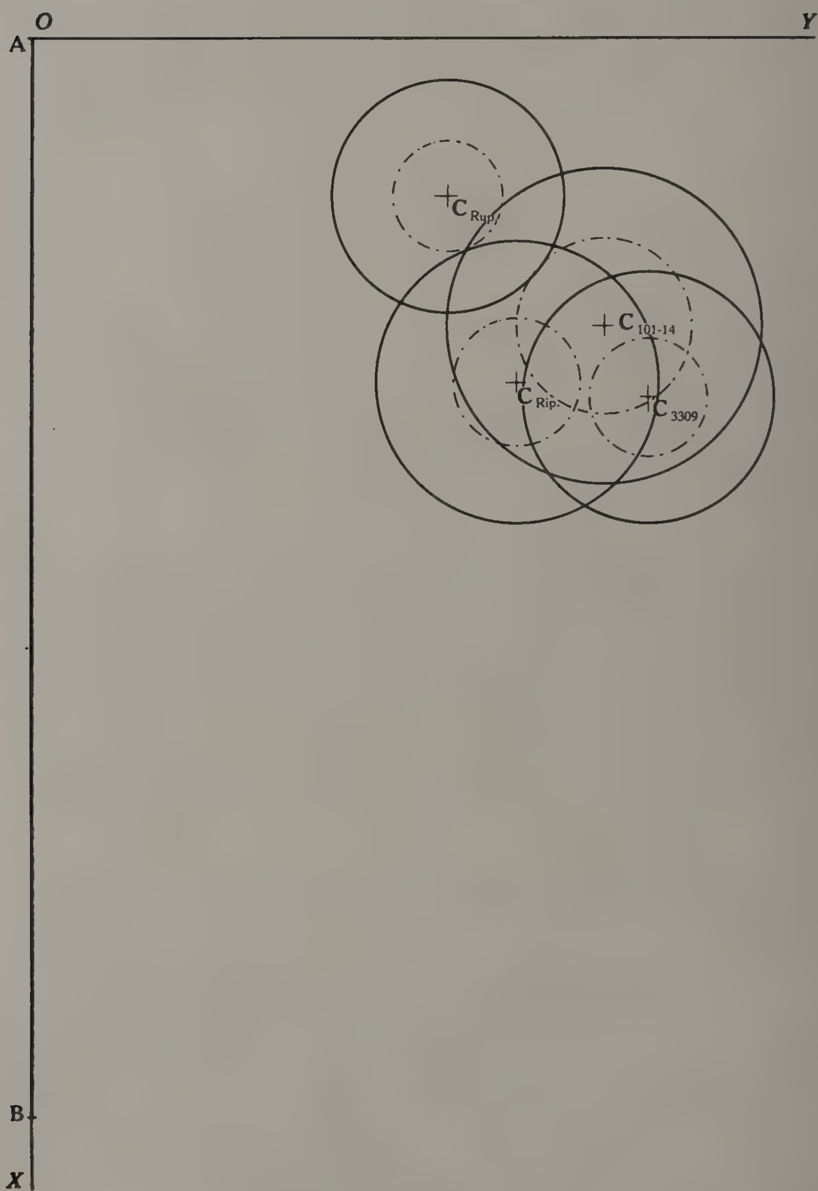


Fig. 3


N
N₁
N₂


A
C
D
B
E

Nela vemos a distinção nítida entre as quatro Videiras e que, nos híbridos considerados entre a *V. riparia* e a *V. rupestris*, a *Riparia* é dominante quanto ao valor de α', e que a nervura que define o lado AC tem maior desenvolvimento, aumentando a superfície, para um mesmo comprimento da nervura principal mediana das espécies progenitoras

Temos a notar, todavia, que, enquanto que a fôlha de *Rip.* × × *Rup.* 101_{14} é bastante parecida quanto à côr, aspecto e consistência com a fôlha de *V. riparia*, a fôlha de *Rip.* × *Rup.* 3309 tem maior semelhança com a da *V. rupestris*. A fôlha do primeiro híbrido é também bastante mais desenvolvida do que a do segundo.

São características também a notar o número de nervuras secundárias, e o de dentes a que dão origem, e bem assim a totalidade dêstes.

Mas, era nosso fim, e a êsse nos queremos cingir no presente trabalho, mostrar a utilidade para a Ampelometria da aplicação dos métodos estatísticos na classificação das espécies e híbridos do género *Vitis* — primeiro passo em qualquer estudo; natural é que do seu desenvolvimento se possam tirar conclusões que interessem outros ramos de investigação, e muito em especial a Genética de videiras.

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Vítor Hugo de Lemos, pelas indicações dadas, aos colegas: Investigador V. Natividade, Prof. Santos Hall e Carvalho Araújo pelos auxílios prestados.

SUMMARY

In the present paper it is dealt with the ampelometric methods more generally followed. A new method for the classification of species and hybrids of *Vitis* is presented, based on a better knowledge of the shape of the leaf.

Using the mid-rib as a common side, three «main triangles» were found (Plate II). By statistical methods the similarity and dissimilarity of the above triangles were put in evidence for the same and different species respectively.

In the given examples the writer has only studied the triangle

ABC built upon all the examined leaves, having in consideration that the side AB had always the same length.

The median position of the point C varies greatly not only in the *Riparia Gloire de Montpellier* and *Rupestris du Lot* (fig. 1) but also in the hybrids *Rip.* × *Rup.* 101 14 and *Rip.* × *Rup.* 3309 (fig. 2).

Moreover it was verified that the circles which bind the most probable regions for each case are quite different in position and size (fig. 3). This fact may be of some interest to the Genetics of *Vitis*.

HEREDITARIEDADE DO CARÁCTER ARISTADO DOS TRIGOS

POR *JOÃO MARQUES DE ALMEIDA* (1)
(KAISER WILHELM INSTITUT FÜR ZÜCHTUNGFORSCHUNG
E ESTAÇÃO AGRONÓMICA NACIONAL)

De há muito que a hereditariedade do carácter aristado dos trigos preocupa os genetistas pela sua complexidade e diversidade de aspectos que apresenta. As mais variadas hipóteses têm sido propostas para a sua interpretação e os trabalhos acumulados, contam-se por centenas. Verifica-se hoje que as explicações dadas pelos primeiros investigadores não podem, de modo algum, satisfazer completamente, havendo necessidade de um trabalho mais vasto que conduza a uma solução suficientemente elástica, em que caibam todos os casos observados.

Os primeiros dados sôbre o carácter aristado dos trigos, devem-se a BIFFEN e datam de 1905. Concluíu êste autor que o carácter mútico era dominante sôbre o aristado. Mais tarde, verificou-se que na F_2, as formas segregavam na razão de 3 múticas para 1 aristada, ou de 1:2:1 se admitirmos, com PERSIVAL, a ocorrência de formas intermédias.

Esta razão monofactorial é admitida por numerosos investigadores, entre os quais: BIFFEN (1905), WILSON (1907), KAJANUS (1911), MALINOWSKI (1912), STRAUSS (1914), HENKEMEYER (1915), GAINES (1917), KESER e BOYACK (1918), MEUNISSIER, LOVE e CRAIG (1919), HAYES (1923), AAMODT (1923), KIHARA (1924), MEYER (1925), NILSSON e LEISSNER (1925), VAVILOV e JAKUSKINA (1925), GAINES e LINGHTON (1926), GOULDEN, NEATBY e WELSH (1928), NISHIYAMA (1928), WATKINS (1929).

Porém nem todos os cruzamentos estudados puderam ser explicados como simples casos monogénicos. SAUNDERS (1907) admite que o comprimento das aristas na F_1 varia com as formas empregadas nos cruzamentos, tendo encontrado na F_2 uma série contínua de valores, entre os dois tipos extremos, mútico e aristado.

(1) Bolseiro do Instituto para a Alta Cultura.

Recebido para publicação em 3 de Novembro de 1939.

HOWARD e HOWARD (1912) vão mais longe. Crêem que o carácter aristado é dominante e explicam as diferenças encontradas por outros investigadores, pelo facto de terem trabalhado com material pouco favorável e tomado como formas múticas, plantas que na verdade apresentam pequenas aristas. Cruzamentos entre formas completamente aristadas e absolutamente múticas, davam origem a uma F_1, com pequenas aristas nas espiguetas apicais. A F_2 era formada por uma série de graus de aristado, desde o absolutamente mútico, até ao completamente aristado. Comparando as formas absolutamente múticas, com as diversamente aristadas, obtinham uma razão de 1:15.

Mais tarde, E. MALINOWSKI (1922), vem reforçar esta hipótese estudando cruzamentos de formas múticas de *T. dicoccum* e *T. polonicum*, com formas aristadas de *T. dicoccoides* (7 a 9 cm.). Obtem na F_1 formas aristadas (6 a 8 cm.) e na F_2, 15 indivíduos aristados para 1 mútico. Estes resultados parecem, no dizer de KAJANUS, excepcionais e difíceis de esclarecer.

NILSSON-EHLE (1920) trabalhando com formas múticas de primavera obtêm, formas intermédias homozigóticas e formas completamente aristadas, explicando os resultados na base de alelomorfos múltiplos. Segundo êste autor, haveria uma dominância parcial do mútico sôbre o completamente aristado e semi-aristado, e do semi-aristado sôbre o completamente aristado.

Estudos de CLARK (1924) sôbre cruzamentos de *Kota* × *Hard Federation*, vieram confirmar a dominância do mútico sôbre o aristado e mostrar que o comportamento híbrido nas F_2 e F_3, só podia ser explicado, embora não inteiramente, admitindo a intervenção de dois pares de factores.

CLARK, FLORELL e HOOKER (1928), trabalhando com cruzamentos de *Bobs* × *Propo* e *Hard Federation* × *Propo*, concluiram que, em ambos, as formas cruzadas diferiam de dois pares de factores principais que não podiam explicar inteiramente o comportamento híbrido nas F_2 e F_3. Tinha de admitir-se a existência de factores menores para a completa compreensão dos dados obtidos. Estes só podiam ser interpretados pela presença de dois pares de factores menores, no cruzamento *Bobs* × *Propo* e um par, no *Hard Federation* × *Propo*.

A intervenção de dois pares de factores principais, para explicar o comportamento da hereditariedade do carácter aristado dos trigos

é admitida hoje, por muitos investigadores, entre os quais: CLARK, (1926), CLARK e HOOKER (1926), STEWART (1926), STEWART e TINGEY (1928), CLARK, FLORELL e HOOKER (1928), STEWART e HEYWOOD (1929), CLARK e QUINSEBERRY (1929), STEWART e PRICE (1929), STEWART e IRA JUDD (1931), CLARK e QUINSEBERRY (1933) e NIEVES (1937).

Nalguns casos, verificou-se que estes dois factores apresentavam um forte ligamento factorial. Assim, G. STEWART (1926), trabalhando com cruzamentos de *Federation* e *Sevier*, obtem quatro classes homozigóticas: 1) completamente aristada como o *Sevier;* 2) completamente mútica com o *Federation;* 3) e 4) intermédias, sendo as formas paternas muito mais numerosas do que as novas formas. A F_2, classificada segundo o comportamento da F_3, mostrava que o carácter aristado dependia de dois pares de factores, localisados no mesmo cromosoma e com cêrca de 35 % de Crossing-over.

O mesmo autor mais tarde (1932), trabalhando com os mesmos trigos, obteve a confirmação desta hipótese e um melhor ajustamento para o valor de Crossing-over que neste caso era de 38, 4 %.

Especial interêsse apresenta o estudo de K. S. QUISENBERRY e J. ALLEN CLARK (1933) sôbre cruzamentos com trigo *Sonora*, pois explica como em certos casos se encontram razões monogénicas, nas segregações de cruzamentos entre formas múticas e aristadas. Estudaram estes autores cruzamentos entre *Sonora*, *Quality*, *Supreme* e *Reliance*. Em cruzamentos *Sonora* × *Quality*, ambas formas do tipo mútico, obtinham formas completamente aristadas AABB, mostrando uma diferença bifactorial. As constituïções genéticas do *Sonora* e *Quality*, seriam respectivamente: aaBB e AAbb. No cruzamento *Supreme* × *Sonora* obtinham uma diferença monofactorial, indicando para o *Supreme* a constituïção AABB. No cruzamento *Sonora* × *Reliance* a diferença monofactorial encontrada, era parcialmente modificada por factores menores. A constituïção do *Reliance* devia ser aabb.

Recentemente NIEVES (1937), seguindo o alvitre de PERSIVAL apresenta os primeiros dados quantitativos sôbre a hereditariedade do carácter aristado. Êste autor trabalhou em cruzamentos de *Kanred* × *Florence*. Na F_2 encontrava uma *escamoteação* no comprimento das aristas que o levava a concluir tratar-se, ou formas do tipo *Wichura*, ou da intervenção de factores modificadores. Como hereditariedade fundamental encontrava a intervenção de 2 pares de factores: um principal A (a) e um outro modificador T (t). Pos-

sìvelmente intervinham ainda um ou dois pares de factores T_1 (t_1), T_2 (t_2) modificadores de efeito puramente quantitativo, hipótese que concordaria com os dados proporcionados pela análise quantitativa. O trigo *Kanred* teria a constituïção genótipica AA TT T_1 T_1 T_2 T_2 e o *Florence* aa tt t_1 t_1 t_2 t_2.

MATERIAL E MÉTODOS

O nosso estudo foi feito em dois períodos distintos. De 1935 a 1937, trabalhámos no Laboratório de Genética do Instituto Superior de Agronomia de Lisboa, com cruzamentos de trigos das variedades portuguesas seguintes: *Mocho de espiga branca, Galego rapado* e *Serrano*. De 1937 a 1939, prosseguimos, no Kaiser Wilhelm Institut für Züchtungforschung de Müncheberg, os nossos estudos com cruzamentos de: *Lin Calel, Vogtländer braun, Turkey, Am. Minhardi e Criwener* 27, gentilmente cedidos pelo Dr. ROSENSTIEL, Chefe do Departamento de Trigo daquele Instituto.

Durante o primeiro período, trabalhámos os nossos cruzamentos debaixo do ponto de vista qualitativo, seguindo o método de separação em classes indicado por CLARK.

As variedades estudadas apresentavam as seguintes características: 1) Mocho de espiga branca — *Triticum vulgare*, Host., variedade *lutescens*, Al. — trigo mole, de espiga branca, glabra e mútica, podendo no entanto apresentar rudimentos de aristas, provenientes do desenvolvimento do dente apical da glumela inferior. 2) Galego rapado — *Triticum vulgare*, Host., variedade *milturum*, Al. — trigo mole, de espiga arruivada, glabra e mútica, tendo por vezes nas espiguetas superiores o dente apical transformado em pequena arista. 3) Serrano — *Triticum vulgare*, Host., variedade *ferrugineum*, Al. — trigo mole, de espiga arruivada, glabra e aristada.

As hibridações foram feitas em 1934 e as descendências cresceram no campo, ao ar livre. As plantas eram arrancadas e trazidas para o laboratório, onde se procedia à sua classificação, em cinco classes distintas:

1 — completamente múticas
2 — pequenas aristas apicais
3 — pequenas aristas
4 — brevemente aristadas
5 — aristadas

São incluídos na classe 1, todos os tipos semelhantes ao *Mocho de espiga branca* e *Galego rapado*, de espigas não aristadas, podendo apresentar rudimentos de aristas no ápice da espiga que não excedam cinco milímetros. A classe 2, compreende os tipos com aristas apicais de 5 a 15 milímetros, com raras pequenas aristas na parte média ou na base da espiga. A classe 3, engloba os tipos com aristas até 40 milímetros que decrescem em comprimento do ápice para a base. A classe 4, é formada pelos indivíduos com espigas brevemente aristadas; isto é, aristas curtas, de comprimento variável entre 20-50 milímetros, cêrca de metade do comprimento normal. Na classe 5, estão compreendidas tôdas as formas aristadas semelhantes ao *Serrano*.

Tais são os fenotipos ou classes diferenciais, julgadas pela sua aparência. Entretanto achamos necessário considerar sub-classes, pelo menos nalgumas das classes referidas, com comportamentos diferentes nas suas descendências, embora indistintas na aparência, corrigindo, pelo estudo da F_3, a classificação estabelecida para a F_2.

Os cruzamentos *Lin Calel* × *Vogtländer braun*, *Buffum* × × *Vogtländer braun*, *Amerikanischer Minhardi* × *Criwener* 27 e *Turkey* × *Criwener* 27, foram realizados pelo Departamento de Trigo do Kaiser Wilhelm Institut für Züchtungforschung, de Müncheberg e sòmente as F_2 por nós trabalhadas. As plantas foram arrancadas e trazidas para o laboratório, onde eram medidas tôdas as aristas de uma espiga representativa da planta. Nestas medições eram excluídas as aristas correspondentes à flor mediana de cada espigueta, em geral infértil, pelas grandes diferenças encontradas, para espigas com as outras aristas iguais. Em seguida calculavam-se as médias.

A avaliação da precisão dos ajustamentos é baseada no critério de K. PEARSON.

DADOS EXPERIMENTAIS

Mocho de espiga branca × *Serrano*

A F_1 era da classe 2, com aristas ligeiramente maiores do que as do *Mocho de espiga branca*.

A F_2, compreendendo 105 indivíduos, era formada por tipos

que variavam entre os dois extremos das formas paternas e podiam ser agrupados como se indica na Tabela 1.

Tabela 1

Mocho de espiga branca ×Serrano	F_2	Classes da F_2					
		1	2	3	4	5	Total
Número	2	37	24	16	5	24	106
%		35.0	22.6	15.1	4.7	22.6	100

A classe 1 é maior do que se poderia esperar. Esta aparente anomalia resulta de termos incluído nesta classe, plantas com rudimentos de aristas excedendo um pouco os limites estabelecidos, considerando pertencentes a ela tôdas as formas semelhantes ao *Mocho de espiga branca* que, nalguns casos, apresenta rudimentos de aristas nas espiguetas terminais. A separação das classes 1 e 2, 2 e 3 e 3 e 4, é difícil e susceptível de erros, aparecendo com freqüência indivíduos que tanto podem ser incluídos na classe 1, como na classe 2; outros na classe 2 ou classe 3; etc. Pelo contrário, as formas aristadas da classe 5, são perfeitamente diferenciáveis das da classe 4, e aqui nenhum êrro é possível.

Comparando os valores das classes 1, 2, 3 e 4 combinados com os da classe 5 obtem-se uma razão muito aproximada de 3:1, como mostra a Tabela 2.

A um desvio de 2.5, corresponde um X^2 igual a 0.321 que para $n = 1$, dá uma probabilidade $P = 58.73$, suficientemente elevada para poder considerar-se verdadeira, a hipótese posta.

Um estudo cuidadoso da F_3, permitiu-nos corrigir estes dados e achar uma mais completa interpretação dos resultados. Segundo o seu comportamento nesta geração, podem os indivíduos F_2 serem classificados em quatro grupos: 1) compreende os indivíduos das classes 1 e 2 que segregam apenas nas classes 1 e 2; 2) compreende os indivíduos das classes 1 e 2 que segregam nas classes 1, 2, 3, 4 e 5; 3) compreende os indivíduos das classes 3 e 4 que segregam nas classes 1, 2, 3, 4 e 5; 4) compreende os indivíduos da classe 5

que originam indivíduos, todos da classe 5. Na Tabela 3 é dada a nova distribuïção dos indivíduos F_2, segundo o seu comportamento na F_3.

Tabela 2

	Classes combinadas	
	1, 2, 3 e 4	5
Observado	82	24
Calculado na razão de 3:1	79.5	26.5
Diferença.............		2.5

Tabela 3

	Classes 1 e 2 homozigóticas	Classes 1 e 2 segregando em 1 a 5	Classes 3 e 4 segregando em 1 a 5	Classe 5 homozigótica	Total
Nr.	28	36	18	24	106
%	26.4	33.9	17.00	22.7	100

O exame da tabela 3 mostra que as classes 1 e 2 são, quanto ao seu comportamento genético, *indiferensáveis;* uma parte mantem-se constante, enquanto que outra segrega todos os tipos de aristado. Do mesmo modo se verifica que as classes 3 e 4 são genèticamente semelhantes. Comparando os valores totais de indivíduos homozigóticos múticos, heterozigóticos intermédios e homozigóticos aristados, obtem-se uma razão muito próxima de 1:2:1.

A probabilidade calculada em função de $X^2 = 0.402$ e $n = 2$, era de 81.87 %; ainda maior do que a calculada na razão de 3:1.

Podemos pois afirmar que as formas cruzadas diferiam num

par de factores principais. Entretanto uma diferença monogénica não é suficiente para interpretar completamente os resultados obtidos. Com efeito, verifica-se que dentro de cada grupo principal se encontram diferenças, para que tem de admitir-se a presença de outros factores secundários modificadores. Seguindo ainda as indicações de CLARK, procuramos explicar estas diferenças pela presença

Tabela 4

	Observados		Calculados		D
	N.º	%	N.º	%	
Classes 1 e 2 hom.	28	26.4	26.4	25	1.6
Classes 1 e 2 het. / Classes 3 e 4 het.	54	50.9	53.0	50	1.0
Classes 5 hom.	24	22.7	26.6	25	2.6

de factores menores. Os resultados obtidos foram desfavoráveis e de molde a deixar antever a intervenção de factores modificadores quantitativos. Infelizmente o material não era suficiente numeroso, para se tentar um estudo nêsse sentido.

Êsse estudo foi feito mais tarde, no K. W. I. de Müncheberg, trabalhando com cruzamentos de: *Lin Calel*, *Vogtländer braun*, *Turkey*, *Am. Minhardi* e *Criwener* '27. Como os resultados obtidos são concordantes, apenas os indicaremos para o cruzamento *Lin Calel* × *Vogtländer braun*.

Lin Calel × *Vogtländer braun*

A F_1 era da classe 2, com aristas ligeiramente maiores do que as do *Vogtländer braun*.

Na F_2, reapareciam os tipos paternos e tipos variando entre os 2 extremos, na proporção de 1:2:1, tal qual se verificara com o cruzamento *Mocho de espiga branca* × *Serrano*

Nesta geração medimos os comprimentos das aristas de tôdas as formas encontradas, bem como os das formas paternas, cuja distribuïção é indicada na tabela 5.

Tabela 5

Formas	0.5	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30	32	34
Vogtl. Braun																		
Lin Calel	20																	
F_2	150	49	125	106	32	10	4											
			476															

Formas	36	38	40	42	44	46	48	50	52	54	56	58	60	62	64	66	68	70	72	74	76	78	80	82	84	86	88	90	Totais
Vogtl. Braun																3	2	2	10	7	4	3	2	3	2	1			39
Lin Calel																													20
F_2	1		1	5	1	4	5	9	13	9	16	15	18	9	17	11	5	7	2	5	2	1							
											156																		

Fig. 1 — Polígno de variação de comprimento das formas aristadas F_2 Lin Calel × Vogtländer braun

Comparando as somas das freqüências obtidas de indivíduos com um comprimento médio de aristas menor do que 2 mm., entre 2 e 12 mm. e maiores do que 36 mm., obtem-se uma razão muito próxima de 1:2:1.

O confronto da distribuïção das freqüências das formas F_2 aristadas, com a do *Lin Calel*, mostra que na F_2 se operou uma redu-

Tabela 6

Formas	Comprimento das aristas	C V
Lin Calel	74.62 ± 0.81	6.75 ± 0.796
F_2 — aristada	58.71 ± 0.65	13.82 ± 0.730
F_2 — não aristada	4.99 ± 0.11	40.60 ± 1.295

ção notável do comprimento médio das aristas. Na tabela 6, damos as médias dos comprimentos das aristas do *Lin Calel,* formas F_2 aristadas e intermédias, bem como os respectivos coeficientes de variação.

A média dos comprimentos das aristas dos indivíduos F_2 aristados é pois 21.2 % mais fraca do que a do *Lin Calel.* A tabela 6, mostra ainda que o coeficiente de variação do comprimento das aristas das formas F_2 aristadas, é cêrca duas vezes maior do que a do *Lin Calel* e a das formas não aristadas, cêrca de seis vezes maior. Estes dois factos parecem indicar que além dos factores principais responsáveis pela presença de aristas, intervêm ainda factores modificadores que actuam sôbre o comprimento das aristas, pois que como mostramos em trabalho anterior (1937), certos casos de «*escamoteamento*» são explicáveis pela acção de factores modificadores.

Os dados da F_2 vieram confirmar esta hipótese. Com efeito, se agruparmos os indivíduos aristados F_2 em clases de 6 mm. obtem-se uma distribuïção muito próxima da do binómio $(1+1)^7$, como mostra a tabela 7.

Na tabela 8, são dadadas as diferenças obtidas entre os valores calculados segundo o binómio $(1+1)^7$ e os observados.

A probabilidade calculada em função de n = 7 e $X^2 = 1.426$, é cêrca de 98.4 %, o que significa um ajustamento perfeito dos valores encontrados à hipótese estabelecida; isto é, as formas cru-

Tabela 7

Formas	38	44	50	56	62	68	74	80	86	Total
Lin Calel..........						9	21	8	3	39
F_2 — aristada.......	2	10	27	40	44	23	9	1		156

Tabela 8

Classes	O	C	O — C	$(O-C)^2$	$\frac{(O-C)^2}{C}$
38	2	1.22	0.72	0.518	0.424
44	10	8.54	1.46	2.131	0.249
50	27	26.62	0.38	0.144	0.005
56	40	42.30	2.30	5.290	0.125
62	44	42.30	1.70	2.890	0.068
68	23	26.62	3.62	13.100	0.492
74	9	8.54	0.46	0.212	0.024
80	1	1.22	0.22	0.048	0.039

Ou seja $X^2 = \Sigma \left[\frac{(O-C)^2}{C} \right] = 1.426$

zadas deferiam num par de factores principais e em sete factores modificadores de efeitos quantitativos.

Para as formas intermédias, cuja distribuição na F_2, é dada na Tabela 9, não foi possível encontrar uma explicação semelhante.

O exame da curva de distribuição mostra a sua assimetria, incompatível com a hipótese dada para os indivíduos completa-

Tabela 9

Formas	1.5	2.0	2.5	3.0	3.5	4.0	4.5	5.0	5.5	6.0	6.5	7.0	7.5	8.0	8.5	9.0	9.5	10.0	10.5	11.0	11.5	12.0	12.5	Total
F_2 intermédia	8	11	21	23	26	41	28	30	40	26	17	16	9	7	4	7	2	4	1	—	1	1	2	325

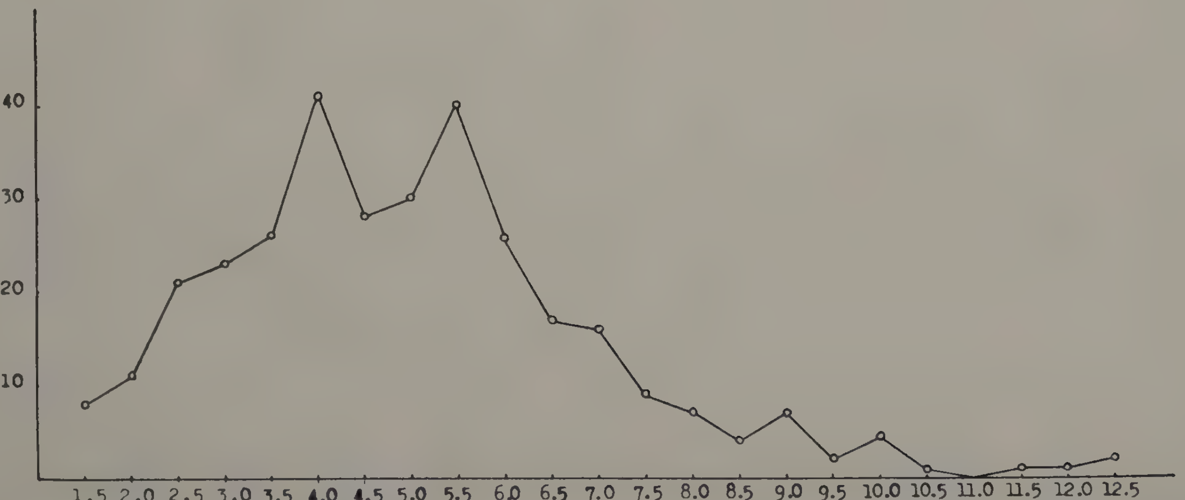


Fig. 2 — Polígono de variação dos comprimentos das aristas nas formas intermédias F_2 Lin Calel × Vogtländer braun

mente aristados. O mesmo se verificou para o comprimento dos rudimentos de aristas das formas do tipo mútico. A explicação dêste facto foi encontrada ao estudarmos os cruzamentos: *Mocho de espiga branca* × *Galego rapado* e *Buffum* × *Vogtländer braun*.

Mocho de espiga branca × *Galego rapado*

Por vezes, do cruzamento de duas formas múticas, resultam indivíduos com rudimentos de aristas, maiores do que os das formas paternas. Assim, CLARK, FLORELL e HOOKER (1928), estudando o cruzamento *Bobs* × *Hard Federation*, reconheceram que na F_2, um indivíduo podia ser descrito como pertencente à classe 2. Como se tratava do cruzamento de duas formas múticas, despresaram o estudo mais profundo dêste carácter. Entretanto ao fazerem o estudo da F_3, verificaram que a planta em questão tinha segregado em indivíduos das classes 1 e 2. Uma observação mais cuidadosa, permitiu-lhes concluir que nesta geração, podiam considerar-se quatro grupos híbridos distintos: 1) indivíduos homozigòticos da classe 1; 2) indivíduos que segregavam nas classes 1 e 2, dominando a classe 1; 3) indivíduos que segregavam nas classes 1 e 2 com predomínio da classe 2; 4) indivíduos homozigóticos da classe 2. A proporção genótipica dêstes grupos era de 7:6:2:1, razão dum dihíbrido. Estes resultados foram fàcilmente explicados por aqueles autores que admitiram a existência de dois pares de factores responsáveis pela redução da percentagem do aristado *cc* e *DD*, um recessivo e outro dominante.

Um caso semelhante foi por nós observado no cruzamento *Mocho de espiga branca* × *Galego rapado*. A F_1 era mútica da classe 1. Na F_2, apareciam indivíduos das classes 2 e 3. Na Tabela 10, damos a distribuïção de classes de aristado na F_2.

A maior parte da F_2 era da classe 1; apareciam ainda indivíduos das classes 2 e 3, embora estes em pequeníssima percentagem, cêrca de 5 %. A existência de individuos da classe 3 não foi assinalada por Clark e seus colaboradores, em qualquer geração. Nestas condições, a interpretação por êles proposta, não pode ser admitida nêste cruzamento.

Comparando os valores das classes, acha-se uma razão próxima de 9:6:1 dum dihíbrido; isto é, as formas em estudo diferem em dois pares de factores.

Tabela 10

	F_1	Classes na F_2			
		1	2	3	Total
Número ..	13	50	26	2	78
%	—	64.1	33.4	2.5	100

Se confrontarmos os dados obtidos com os valores calculados na razão de 9:6:1, teremos:

Tabela 11

	Classes		
	1	2	3
Observados	44	30	4
Calculados	44	29	5
Diferença	0	1	1

À diferença encontrada corresponde um $X^2 = 0.236$ que para $n = 2$ dá uma probabilidade de $P = 89.94\,\%$, muitíssimo grande.

Um estudo cuidadoso da F_3, permitiu corrigir a F_2 e obtêr uma mais perfeita interpretação dos resultados encontrados.

Os valores da F_3 são apresentados na Tabela 12.

Tabela 12

Classes F_2 e seu comportamento na F_3	F_2		Número de indivíduos				Classes	
	N.º	%	1	2	3	Total	N.º	%
1 mútica								
1..........	4	12.5	8	—	—	8	1	3.6
1 e 2......	17	44.75	50	30	—	80	1	36.4
1, 2 e 3....	17	44.75	71	49	12	132	1	60.0
	38	100.0	129	79	12	220	—	100.0
2—pequenas aristas apicais								
2..........	12	48.0	—	31	—	31	2	33.4
1 e 2......	1	4.0	1	2	—	3	1	1.05
1, 2 e 3....	1	4.0	2	2	1	5	1	3.15
2 e 3......	11	44.0	—	44	14	58	2	62.4
	25	100.0	3	79	15	97	—	100.0
3—pequenas aristas								
2 e 3......	1	33.33	—	7	3	10	2	71.5
3..........	2	66.67	—	—	4	4	3	28.5
	3	—	—	7	7	14	—	100.0
	66	100.0	132	165	34	331	—	100.0

Vê-se que das quatro plantas F_2 da classe 3, apenas duas se mostraram homozigóticas; uma segregou na F_3 em indivíduos das classes 2 e 3, enquanto que a outra não deu nenhum grão viável. Êste facto veio prejudicar grandemente o nosso estudo e contribuíu para o relativamente pequeno, ajustamento encontrado.

Na Tabela 13, damos os valores das diferenças entre as freqüências observadas e calculadas, depois de rectificada a F_2.

Tabela 13

Classes F_2	Razões	Segregação da F_3				%	D
		2	1	3	0	C	
Classe 1	1	1	—	—	6.2	6.2	0
	4	3	1	—	27.2	25.05	2.15
	4	9	6	1	27.2	25.05	2.15
	9	—	—	—	60.6	56.3	4.30
Classe 2	2	—	1	—	18.18	12.5	5.68
	4	—	3	1	18.18	25.0	6.82
	6	—	—	—	36.37	37.5	1.13
Classe 3	1	—	—	1	3.3	6.2	2.9

Para as diferenças encontradas obteve-se um $X_2 = 5.202$ que para $n = 5$ deu uma probabilidade P bastante pequena, cêrca de 40 %; isto indica que só *possivelmente* se verificará a hipótese estabelecida.

Buffum × Vogtländer braun

Ao estudarmos êste cruzamento, de duas formas múticas, verificámos que na F_2 apareciam também formas parcialmente aristadas, semelhantes às de *Mocho de espiga branca × Galego rapado*. Procurámos então, trabalhando quantitativamente, obtêr a confirmação da hipótese anterior. Para isso, medimos tôdas as pequenas aristas existentes e calculámos a média em função das aristas possíveis (duas por espigueta).

Tabela 14

Formas	0.5	2.0	3.5	Total
Buffum	20	—	—	20
Vogtländer braun ...	20	—	—	20
F_2	566	360	62	988

Tabela 15

Classes	Observados	Calculados	D
0.5	566	555.6	10.4
2.0	360	370.7	10.7
3.5	62	61.7	0.3

Na Tabela 14, damos os valores das médias das aristas das formas e as da F_2, agrupadas em três classes, sendo o intervalo de 1,5 milimetros.

Foram estabelecidas estas classes de valores, por se ter verificado ser à sua volta que se distribuiam as médias observadas.

As diferenças entre as médias observadas e as calculadas na razão de 9:6:1 são dadas na Tabela 15.

Às diferenças encontradas corresponde um $X^2 = 0.503$ que para $n = 2$, dá a probabilidade $P = 77.87\ {}^0/_0$, que traduz um ajustamento perfeito dos dados encontrados à hipótese estabelecida.

INTERPRETAÇÃO GENÉTICA

Ao analizarmos os resultados apresentados, verifica-se que êles podem agrupar-se em dois casos: os referentes à hereditariedade do comprimento das aristas nas formas híbridas aristadas e os referentes ao aparecimento de rudimentos de aristas no cruzamento de duas formas múticas.

O estudo do comportamento dos cruzamentos: *Mocho de espiga branca* × *Serrano* e *Lin Calel* × *Vogtländer braun*, mostra que em ambos os casos as formas cruzadas diferiam num par de factores principais, modificados no seu efeito quantitativo por outros factores. Para os trigos *Lin Calel* e *Vogtländer braun* foi encontrada uma diferença de sete factores que actuavam sòmente nos comprimentos de aristas dos indivíduos aristados.

Assim, se designarmos por A (a) o par de factores principal, a constituïção genotípica do *Lin Calel* será:

$$aa\ T_1 T_1\ T_2 T_2\ T_3 T_3\ T_4 t_4 + R$$

e a do *Vogtländer braun:*

$$AA\ t_1 t_1\ t_2 t_2\ t_3 t_3\ t_4 t_4 + R$$

sendo R, o número dos restantes factores que intervêm no processo e cujo número não foi possível determinar.

Como dissemos ao apresentar os dados experimentais referentes às formas intermédias e múticas destes mesmos cruzamentos, a explicação encontrada para a hereditariedade do comprimento das aristas em indivíduos híbridos aristados, não satisfaz para êste caso. Pelo contrário a curva de distribuïção, com uma pronunciada assimetria, assemelhava-se à dum dihíbrido.

O estudo das F_2 e F_3 dos cruzamentos *Mocho de espiga branca* × *Galego rapado* e *Buffum* × *Vogtländer braun*, mostrou que o aparecimento de indivíduos com rudimentos de aristas, no

cruzamento de formas múticas, resultava duma diferença de dois pares de factores.

Assim a constituïção genotípica do *Mocho de espiga branca* e *Buffum* seria:

$$AA\ CC\ dd + R$$

e a do *Galego rapado* e *Vogtländer braun:*

$$AA\ cc\ DD + R$$

que por cruzamento segregavam na F_2, como segue:

Classe 1 — mútica

1 CC DD — homozigótica
2 CC Dd — segregando em 1 e 2, na razão de 3:1
2 Cc DD — » » » »
4 Cc Dd — segregando em 1, 2 e 3, na razão de 9:6:1
9

Classe 2 — pequenas aristas apicais

1 cc DD
homozigóticas
1 CC dd
2 cc Dd — segregando em 2 e 3, na razão de 3:1
2 Cc dd — » » » »
6

Classe 3 — pequenas aristas
1 cc dd — homozigótica

DISCUSSÃO

Na hereditariedade do carácter aristado dos trigos há a distinguir dois factos; a existência e a expressão do aristado. Confundem-se com freqüência os dois aspectos da questão e daí resultarem as mais diversas conclusões nos estudos empreendidos. Com efeito, dificilmente se compreende que trabalhando todos bem, as hipóteses sejam quási tantas, quantos os cruzamentos analisados. Começa logo pelo número de factores principais que interveem no carácter; para alguns, um par apenas, e para outros,

dois pares. Nêste ponto cremos que CLARK e QUISENBERRY (1933) teem razão. Dois pares de factores principais serão responsáveis pelo carácter aristado, notando que quando um dêles se apresente em condição dominante as plantas são múticas, se bem que capazes de apresentarem rudimentos de aristas. Os individuos com os dois pares de factores em condição homozigótica dominante serão completamente múticas, sem o mais leve vestígio de arista. Assim teremos:

aa bb — Trigo aristado
AA bb, aa BB } Trigo parcialmente mútico, como o *Mocho de espiga branca*
AA BB — Trigo completamente mútico, como o *Bobs* ou *Reliance*

Dêste modo, compreende-se fàcilmente que em cruzamentos de formas múticas e aristadas, possam resultar segregações, nuns casos monogénicas e noutros apenas explicáveis pela presença de dois pares de factores.

Entretanto, um exame mais cuidadoso das formas cruzadas mostra que dentro da mesma classe de aristado, êste carácter apresenta sempre diferentes gradações de intensidade, conforme observaram entre outros: CLARK, FLORELL e HOOKER (1928), STEWART e TINGEY (1828), NIEVES (1937) nós próprios, etc. A maior parte dêstes autores, admitem que um ou dois pares de factores modificadores interveem no processo, alterando a expressão do aristado.

Nos cruzamentos estudados por nós, os factos apresentam-se de outro modo. Para as formas aristadas de constituïção aa bb, existe uma série de factores modificadores de efeito quantitativo em número superior a sete, responsáveis pela intensidade do carácter (comprimento das aristas); factores estes que só fazem sentir o seu efeito desde que os dois pares de factores principais se encontrem em condição homozigótica recessiva, possivelmente por um caso de *Epistasis*. O número de sete, é a diferença encontrada no caso estudado; o número absoluto é certamente muito maior, conforme já PHILIPTSCHENKO (1938) no seu trabalho sôbre a hereditariedade de caracteres quantitativos no trigo, deixa prevêr.

Para os indivíduos múticos ou intermédios, a expressão do aristado depende de dois pares de factores modificadores *C (c)* e *D (d)*, que deixam de actuar, quando os factores principais do

carácter aristado se encontram em condição homozigótica dominante ou recessiva. No primeiro caso, por serem os factores *a* e *b* *epistáticos* para estes factores e no segundo, por não existirem aristas.

De acôrdo com a nossa hipótese a constituïção genotípica do trigo *Lin Calel* será em última análise:

$$aa\ bb\ cc\ DD\ T_1 T_1\ T_2 T_2\ T_3 T_3\ T_4 t_4 + R$$

e a do *Vogtländer braun:*

$$AA\ bb\ CC\ dd\ t_1 t_1\ t_2 t_2\ t_3 t_3\ t_4 t_4 + R$$

em que R representa os restantes factores modificadores quantitativos, em número impossível de determinar.

ZUSAMMENFASSUNG

Die bisher erschienene Literatur über die Vererbung des Grannentragens beim Weizen wird erörtert, wobei eine Erklärung für alle beobachteten Fälle gegeben wird. Mehrere Kreuzungen von unbegrannten mit begrannten und mit unbegrannten Formen sind untersucht worden. Die Ergebnisse der Kreuzungen von *Mocho de espiga branca* × *Serrano, Lin Calel* × *Vogtländer braun, Mocho de espiga branca* × *Galego rapado* und *Buffum* × *Vogtländer braun* sind angegeben und zum Teil qualitativ, zum Teil quantitativ ausgewertet. Es hat sich herausgestellt, dass das Grannentragen durch zwei Paare von Hauptfaktoren bestimmt ist, deren rezessive homozygotische Bedingungen begrannte Formen ergeben. Die monofaktoriellen Aufspaltungen werden als Folgen der Kreuzungen zwischen begranntem *(aa bb)* und unbegranntem Weizen *(aA bb* oder *aa BB)* erklärt. Die Intensität des Charakters wird bedingt: a) durch mehrere rein quantitativ modifizierende Faktoren, wenn beide Hauptfaktorenpaare rezessiv homozygotisch auftreten — wahrscheinlich ein Fall von *Epistasis;* b) durch zwei Paare modifizierender Faktoren, *C (c)* und *D (d)*, die aber unwirksam werden, wenn die Hauptfaktoren des Grannencharakters dominierend oder rezessiv homozygotisch auftreten, weil im ersten Fall die Faktoren *a* und *b* bezüglich dieser modifizierenden Faktoren epistatisch auftreten, und im zweiten Fall, weil es überhaupt keine Grannen gibt.

Die Zahl der quantitativ modifizierenden Faktoren soll grösser als sieben sein, denn für die Kreuzungen *Lin Calel* × *Vogtländer braun* ist bei den Genotypen ein Unterschied von sieben Faktoren gefunden worden. Der genotypische Ausdruck des *Lin Calel* und *Vogtländer braun* wäre folgender: aa bb cc DD T_1 T_1 T_2 T_2 T_3 T_3 T_4 T_4 + R und AA bb CG dd t_1 t_1 t_2 t_2 t_3 t_3 t_4 t_4 + R wobei R die übrigen modifizierenden Faktoren darstellt, die für die Grannenbildung verantwortlich sind, deren Zahl wir nicht bestimmen konnten.

LITERATURA

AAMODT, C. S. and T. H. TORRIE

1934 The relation between awns and yeld im spring wheat. *Can. Jour. Res.* **11.** 207-212.

ALMEIDA, J. M. DE

1937 Um caso de escamoteação num cruzamento *dicoccum* × *Polonicum*. *Revista Agronómica*, Vol. 25 (1). 38-55.

BJAANES, M.

1936 The inheritance of awns and ear colour in spring wheat. *Plant, Breed. Abts.*, Vol. 6 (2). 249-255.

BIFFEN, R. H.

1905 Mendel's laws of inheritance and wheat breeding. *Jour. Agr. Sc.* **1.** 4-48.

CLARK, J. A.

1924 Segregation and correlated inheritance in crosses between Kota and Hard Federation wheats for rust and drought resistance. *Jour. Agr. Res.* **29.** 1-47.

CLARK, J. A. and J. R. HOOKER

1926 Segregation and correlated inheritance in Marquis and Hard Federation crosses, with factores for yeld and quality of spring wheat in Montana. *U. S. D. Agr. Bull.* N.º 1403.

CLARK, J. A., V. H. FLORELL and J. R. HOOKER

1928 Inheritance of awnedless, yield, and quality, in crosses between Bobs, Hard Federation and Propo wheats at Davis, California. *U. S. Dept. Agr. Tech. Bull.* **39.** 1-40.

CLARK, J. A. and K. S. QUISENBERRY

1929 Inheritance of yield and protein content in Montana. *Jour. Agr. Res.* **8.** 205-217.

CLARK, J. A., K. S. QUISENBERRY and. L. POWERS

1933 Inherintance of bunt reation and other characters in Hope wheat crosses. *Jour. Agr. Res.* **46.** 413-425.

FLORREL, V. H.

1931 A study of certain charaters in wheat back crosses. *Jour. Agr. Res.* **43.** 475-498.

GAINES, E. F.

1917 Inheritance in wheat, barley and oat hybrides. *Wash. Agr. Exp. Sta. Bull.* **135.** 3-61.

GAINES, E. F. and H. F. SINGLETON

1926 Genetics of *Marquis* × *Turquey* wheat in respect to bunt resistence, winter habit and awnlessness. *Jour. Agr. Ras.* **32.** 165-181.

GOULDEN, A. C. H., K. W. NEATBY and J. N. WELSCH

1928 The inheritance of resistence to Puccinia graminis tritici in a cross betwen two varieties of Triticum vulgare. *Phytopath.* **18.** 631-658.

HARRINGTON, J. B.

1922 The mode of inheritance of certain characters in wheat, *Sci. Agr.* **2.** 319-324.

HAYES, H. K,

1923 Inheritance of kernel and spike characters ín crosses between varieties of Triticum vulgare. *Minn. Univ. Res. Publ., Studies Biol. Sci.* **4.**

HENKEMEYER, A.

1915 Untersuchungen über die Spaltungen von Weizenbastarden in der F_2 F_3 — Generation. *Jour. Landw.* **63.** 97-124.

HOWARD, A. and G. L. C. HOWARD

1912 On the inheritance of characteres in weat. *Mem. Dept. Agr. India, Bot. Ser.* **5.** 1-47.

KAJANUS, B.

1911 Zur Genetik des Weizens. *Bot. Notis.* **1911.** 293-296.

1913 Über einem Spontan entstandenen Weizenbastard. *Zeit. Pfl. Zücht.* **1.** 13-24.

1918 Über eine Kreuzung zwischen zwei Typen von Sommerweizen. *Bot. Notis.* 1918. 245-247.

1923 Genetische Studien an Weizen. *Biblioteca Genética.* **5,** 1-187.

1927 Über einige Fälle erheblicher Abweichung in habituell zweigliedrigen Spaltungen bezüglich der Begrannung bei Weizen. *Hereditas.* **9**. 25-32.

KEZER, A, and B. BOYACK

1918 Mendelian inheritance in Wheat and Barley crosses, with probable error studies on class frequencies. *Colorado Agr. Exp. Sta. Bull.* **249.** 1-139.

KIHARA, H.

1924 Cytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreidearten mit besonders Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen und die Sterilität in den Bastarden. *Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. Ser. B.* **1.** 1-200.

LOVE, H. H, and W. T. CRAIG

1919 The synthetic prodution of wild wheat forms. *Jour. Heredity.* **10.** 51-64.

MALINOWSKI, E.

1912 Les hibrides des froment. *Bull. Intern. Acad. Sci. Cracovie Ser. B.* **3.** 1-47.

MËUNISSIÈR, H. K. and O. S. AAMODT

1923 Á study of rust resistance in a crosse between Marquis and Kota wheats. *Jour. Agr. Res.* **24.** 997-1012.

MEYER, K.

1925 Beiträge zur Genetik des Weizens. *Jour. f. Landw.* **73.** 241-304.

NEATBY, K, W. and C. H. GOULDEN

1930 Inheritance of resistence to Puccinia graminis tritici in crasses between varities of Triticum vulgare. *Sci. Agr.* **10.** 389-404.

NIEVES, R.

1937 Herencia de algunos caracteres morfologicos y fisiologicos en el trigo. *Arch. Fit. del Uruguay.* **2.** 413-453.

NISHIYAMA, I.

1928 On hybrids between Triticum spelta and two dwarf wheat plants with 40 somatic chromosomes. *Bot. Mag. Tokyo.* **42.** 154-177.

NILSSON-EHLE, H.

1920 Multiple allelomorphe und Kompleymutationen beim Weizen. (Untersuchugen Über Speltoid-mutationen beim Weizen II). *Hereditas.* **1.** 277-311.

NILSSON and LEISSNER, G.

1925 Beiträge zur Genetik von T. spelta und T. vulgare I. *Hereditas* **7.** 1-74.

PARNELL, E. F., and H. P. SINGLETON

1926 Genetics of Marquis × Turkey wheat in respect to bunt resistance, winter habit, and awnlessness. *Jour. Agr. Res.* **32.** 165-181.

PHILIPTSCHENKO

1938 Über die Vererbung der quantitativen Merkmale beim Weizen. *Spc. Band Z. f. ind Abst u. Ver.* Band II.

SAUNDERS, C. E.

1907 The inheritance of awns in wheat. *Rept. Conf. Genetics. Roy. Hort. Soc.* 370-372.

SIGFUSSON, S. J.

1932 Smooth-awned wheat: Inheritance of barbing and awn color. *Sci. Agric. (Otawa)* **13.** 185-193.

STEWART, G.

1926 Correlated inheritance in wheat. *Jour. Agr. Res.* **33.** 1163-1192.

1926 Inheritance in a wheat cross between Ridif and a segregate of Federation × Sevier. *Jour. Am. Soc. Agron.* **3.** 964-976.

1928 Transgressive and normal segregation in a cross of Marquis × Federation wheats. *Jour. Am. Soc. Agron.* **20.** 620-634.

1928 Inheritance of awn in crosses involving Sevier and Federation wheats. *Jour. Am. Soc. Agron.* **20.** 160-170.

1931 Correlated inheritance in a cross between Dicklow × Sevier wheat. *Jour. Amer. Soc. Agron.* **23.** 916-929.

1932 Reassembling the factors for awns and for spike density in Sevier × Federation wheat crosses and backcrosses. *Jour. Amer. Soc. Agron.* **24.** 843-816.

STEWART, G., and D. C. TINGEY

1928 A genetic recombination for the expression of awn in wheat. *Amer. Nat.* **62.** 532-539.

1928 Correlated inheritance in Kanred & Sevier varieties of wheat *Jour. Agr. Res.* **36.**

STEWART, G. and D. E. HEYWOOD

1929 Correlated inheritance in a wheat cross between Federation and a hybrid of Sevier × Dicklow. *Jour. Agr. Res.* **39.** 367-392.

STEWART, G. and H. PRICE

1929 Inheritance studies in Sevier × Odessa wheats cross. *Jour. Amer. Soc. Agron.* **21.** 493-512.

STEWART, G. and B. IRA JUDD

1931 Inheritance of awns in Kota × Hard Federation cross. *Jour. Amer. Soc. Agron.* **23.** 455-464.

STRAUSS, H.

1914 Dominanz und Rezessivität bei Weizenbastarden Dissert. *Göotingen.* **8.** 1-38.

VASCONCELLOS, J. DE CARVALHO

1934 Trigos portugueses. *Bol. de Agricultura* 1 e 2. Ed. do Ministério da Agricultura, Lisboa.

VAVILOV, N. J., and O. V. JAKUSKINA

1925 A contribution to the phylogenesis of wheat and the inter-species hybridisation in wheats. *Bull. Appl. Bot,* and *Plant-Breeding* **15.** 100-159.

WATKINS, A. E.

1929 The genetics of wheats species crosses *Jour. Genetics.* **20.** 1-27.

1930 The wheat species: a critique *Jour. Genetics.* **23.** 173-263.

WILSON, J. H.

1907 The hybridisation of cereals *Jour. Agr. Sci.* **2.** 68-88.



Fig. 3 — Formas paternas *Mocho de espiga branca* e *Serrano* e F_1 do crusamento *Mocho de espiga branca* × *Serrano*



Fig. 4 — As cinco classes de aristado da F_2 *Mocho de espiga branca* × *Serrano*



Fig. 5 — Formas paternas *Mocho de espiga branca* e *Galego rapado*



Fig. 6 — As três classes de aristado da F_2
Mocho de espiga branca × *Galego rapado*

Volume I — Tomo III

ÍNDICE